

Der Schnabelwulst des Stars

(*Sturnus vulgaris* L.)

Ein Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen
Entwicklung der Sperlingsvögel

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Hans WACKERNAGEL

aus Basel

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1954



Der Schnabelwulst des Stars

(*Sturnus vulgaris* L.)

Ein Beitrag zur Kenntnis der postembryonalen
Entwicklung der Sperlingsvögel

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

Hans WACKERNAGEL

aus Basel

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1954

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissen-
schaftlichen Fakultät auf Antrag der
Herren Professoren A. Portmann und H. Hediger.

Basel, den 23. Juni 1953.

P. HUBER,
Dekan.



Separatabdruck aus Revue Suisse de Zoologie
Bd. 61 Heft 1 Jahr 1954

CURRICULUM VITAE

Als Sohn des Karl Wackernagel, Bankier in Basel, und seiner Frau Esther, geb. Vischer, wurde ich, Hans Leonhard Gustav Wackernagel von Basel, am 28. Juli 1925 in Basel geboren. In meiner Geburtsstadt besuchte ich die Primarschule und das Humanistische Gymnasium und erwarb im Frühjahr 1944 das Maturitätszeugnis. Darauf immatrikulierte ich mich an der Universität Basel. Während meiner Studienzeit besuchte ich Vorlesungen und Kurse folgender Herren Professoren und Dozenten: H. Erlenmeyer, M. Geiger-Huber, R. Geigy, E. Handschin, H. Hediger, E. Heitz, P. Huber, M. Lüscher, E. Miescher, H. Mislin, H. Nüesch, A. Portmann, M. Reichel, P. Ruggli, G. Senn, W. Vischer, O. Wiss, A. Zeller. Im Sommersemester 1948 war ich an der Universität Genf immatrikuliert. Dort folgte ich Vorlesungen und Kursen der Herren Professoren F. Chodat und E. Guyénot und von Frl. Prof. K. Ponse. Von 1949 bis 1952 versah ich an der Zoologischen Anstalt Basel die Stelle des zweiten und im Sommersemester 1951 vertretungsweise diejenige des ersten Assistenten. Im Sommer 1949 und 1950 arbeitete ich an der Vogelwarte Sempach. Die vorliegende Dissertation ist unter der Leitung von Herrn Prof. A. Portmann entstanden.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Der Schnabelwulst des Stars (*Sturnus vulgaris* L.)

von

Hans WACKERNAGEL

aus Basel

INHALT

	Seite
Einleitung	10
Material und Methode	11
I. DIE MORPHOLOGIE DES SCHNABELWULSTS	15
A. Einleitung	15
B. Die äussere Morphologie	16
1. Aufbau und Rückbildung	16
C. Die Histologie	21
1. Einleitung	21
2. Der Aufbau bis zum Höhepunkt	24
3. Die Rückbildung	35
a) Die Rückbildung des Wulsts	35
b) Die Rückbildung der Basis	42
c) Die Rückbildung des Epithels	42
4. „Quantitativer Ueberblick“ über die Vorgänge im Bindegewebe	47
5. Die Fettröpfchen in den Fibroblasten	50
6. Die elastischen Fasern	53
7. Das gelbe Pigment	56
8. Die Lamellenkörperchen	59
9. Vergleich mit den andern untersuchten Arten und Erörterung der Funktion des Faserfilzes	63
10. Schlussbemerkung	66
II. DISKUSSION	68
1. Aufbau und Rückbildung des Schnabelwulsts, bezogen auf das Verhalten des Nestlings und die Bedingungen der Präjuvenilzeit	68

	Seite
2. Der Schnabelwulst wurde in Korrelation mit der Instinktverschränkung des Fütterns entwickelt . . .	74
3. Sind die Erscheinungen des Schnabelwulsts, der Rachenfarbe und des Sperrens auf die Präjuvenilzeit beschränkt ?	75
4. Der Schnabelwulst als visuelles Organ	77
Zusammenfassung	79
Literatur	79

EINLEITUNG

Die vorliegende Arbeit fügt sich ein in die Reihe der an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel unternommenen Studien zur vergleichenden Morphologie der Vögel. Diese Studien haben unter anderem zum Ziel, einerseits durch die Ordnung der Ontogenesetypen, andererseits durch die Ermittlung der Ranghöhe der adulten Formen einem natürlichen System der Klasse der Vögel näherzukommen. Der hier vorgelegte Beitrag beschäftigt sich mit einem Merkmal der Ontogenese der Sperlingsvögel (*Passeres*). Die jungen Sperlingsvögel sind extreme Nesthocker. Sie sind im Zusammenhang mit der intensiven Brutpflege weitgehend umgestaltet. Ihr Aussehen weicht so stark von dem der Altvögel ab, dass sie bisweilen als „Larvenstadien“ bezeichnet werden. Sie besitzen zahlreiche transitorische Organe und Instinkte, die mit entsprechenden Einrichtungen der elterlichen Brutfürsorge „verschränkt“ sind. Unter diesen Jugendorganen und -instinkten sind diejenigen, welche der Fütterung dienen, besonders augenfällig. Ein leuchtend gefärbter Rachen, der von einem in der Regel heller gefärbten Schnabelwulst umrahmt und vergrößert wird, bildet zusammen mit einer scharf ausgeprägten Instinkthandlung, dem Sperren¹, eine Einheit von Struktur und Bewegung, die für alle Sperlingsvögel charakteristisch ist. Kein Zeuge des Fütterungsvorganges am Nest von Sperlingsvögeln wird nicht gepackt von dem überaus starken Eindruck, den die emporschnellenden, weitgeöffneten, bunten Nestlingsrachen hervorrufen, die treffend mit einem plötz-

¹ Das Betteln der jungen Sperlingsvögel wird „Sperren“ genannt. Es wird meist mit „Erwarten des Futters mit weitgeöffnetem Schnabel“ umschrieben.

lich erblühenden Blumenbeet verglichen werden. Gleichzeitig ausgestossene Rufe und besondere Kopfbewegungen unterstreichen die Wirkung des ohnehin schon eindringlichen Geschehens. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um einen aufs höchste entwickelten Auslöser, der einerseits die Eltern zu intensivster Fütterung anspornt, andererseits ihnen ermöglicht, ihr Futter in kürzester Zeit und mit grösster Zielsicherheit anzubringen. Aus diesem komplizierten System, das nur einen kleinen Ausschnitt aus den reichen Beziehungen zwischen Eltern und Nestlingen der Sperlingsvögel, darstellt, greife ich ein Strukturelement, den Schnabelwulst, heraus, um ihn zum Gegenstand dieser Studie zu machen. Die Sperlingsvögel sind in Europa allein durch die Singvögel (*Oscines*) vertreten. Unter ihnen besitzen vor allem die Höhlenbrüter die auffälligsten Schnabelwülste. Aus ihrer Reihe wählte ich den Star als wichtigstes Untersuchungsobjekt.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Adolf PORTMANN, danke ich herzlich für die Förderung meiner Arbeit durch stetes Interesse, reiche Anregungen und wertvolle Kritik, ebenso für die Überlassung von Material aus der Sammlung der Zoologischen Anstalt Basel.

Ferner gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. R. GEIGY für die freundliche Erlaubnis, auf seinem Gut die Nistkasten zu kontrollieren, Herrn Dr. A. SCHIFFERLI für grosses Entgegenkommen während eines Aufenthaltes an der Vogelwarte Sempach, Herrn P. D. Dr. H. NÜESCH und Herrn Dr. E. SUTTER für zahlreiche nützliche Winke. Die Herren H. ARN, Dr. D. BURCKHARDT, J. BUSSMANN, Dr. L. HOFFMANN und M. MÜLLER unterstützten mich mit Material. Auch ihnen sei bestens gedankt. Eine unveröffentlichte Normen-tafel der Embryonalentwicklung des Stars von Herrn Dr. R. WEBER leistete mir gute Dienste.

MATERIAL UND METHODE

Als Hauptobjekt der vorliegenden Arbeit diene der Star. Diese Art bietet manche Vorteile. Sie ist in unserer Gegend häufig. Ihre Brut ist in Kasten leicht zugänglich, die Vögel bleiben als Höhlenbrüter bis zur vollen Flugfähigkeit im Nest und lassen sich ohne Schwierigkeit im Laboratorium aufziehen und halten.

Die Darstellung der äusseren Morphologie des Schnabelwulsts beruht auf Beobachtungen und Messungen an 11 Embryonen und an 23 Nestlingen in 5 Brutten, deren Entwicklung bis zum Ausfliegen im Freien verfolgt wurde. 13 Stare aus 3 Brutten wurden am 11., 12. bzw. 14. Postembryonaltag (peTag) ins Laboratorium genommen und dort weiter beobachtet. Die Altersbestimmung konnte durch tägliche Kontrollen der Nistkasten, vor allem durch die Ermittlung der Eiablage und des Schlüpfens mit für unsere Zwecke hinreichender Genauigkeit durchgeführt werden. Die Eier wurden mehrheitlich im Brutofen bei 36-38°C und häufigem Lüften (GIBB 1950, BALDWIN und KENDEIGH 1932) mit gutem Erfolg bebrütet und in Abständen von einem Tag zur Frischuntersuchung und anschliessenden Fixierung der Embryonen eröffnet. An den Embryonen wurde die Breite des Schnabelwulstes im Schnabelwinkel gemessen. Die Nestlinge im Freien wurden alle zwei Tage zur selben Stunde am Nachmittag gemessen und gewogen. Gemessen wurde gleichfalls die Breite des Schnabelwulsts im Schnabelwinkel und zur Festlegung des Alters der Unterschenkel, die 1. Armschwinge, die 2. Handschwinge und die 1. Steuerfeder. Zum Messen diente eine Schublehre mit Noniuseinteilung und langen Greifspitzen. Die Wägungen wurden mit Hilfe einer kleinen Apothekerwaage, bei der am einen Arm ein kleines Säcklein angebracht war, ausgeführt. Alle Nestlinge wurden individuell gekennzeichnet, die kleinen durch farbiges Garn, das um den Unterschenkel gebunden wurde, die grösseren durch Aluminiumringe. Eine weitere Brut wurde lediglich gewogen, um festzustellen, ob die Messungen möglicherweise eine schädigende Wirkung hätten. Ein Unterschied in der Gewichtsentwicklung wurde aber nicht festgestellt. Zwei Ringfundmeldungen von gemessenen Staren deuten ebenfalls darauf hin, dass diese durch die Untersuchungen nicht ungünstig beeinflusst wurden. Der eine wurde im Oktober, der andere im Dezember desselben Jahres aus der Gegend von Marseille bzw. von Meknès in Marokko zurückgemeldet. Die gleichen Masse wurden in grösseren Zeitabständen auch an den Käfigvögeln genommen. Anhand dieser Masse konnten dann auch Vögel unbekannten Alters leicht eingereiht werden. Die Käfigvögel wurden bis in die Jugendmauser, die nach dem 40. peTag einsetzt, behalten. 6 dieser Tiere wurden in verschiedenen Stadien zur histologischen Prüfung fixiert. Die Aufzuchtstare wurden zuerst mit

gehacktem Fleisch, Ameisenpuppen, Mehlwürmern und Regenwürmern, später mit Quark, Obst und käuflichem Insektenfresserfutter gefüttert. Zur Bestimmung der Schnabelwulst- und Rachenfarben wurde der Farbatlas von SÉGUY (1936) benutzt. Eine den metrischen Untersuchungen am Star entsprechende Prüfung wurde an 29 Nestlingen in 4 Freilandbruten und 2 Käfigvögeln der Kohlmeise durchgeführt. Auf verschiedenen Beobachtungsgängen gesammelte Einzelwerte der Körpermasse und des Gewichts von 27 Teichrohrsänger- und 43 Amselnestlingen in verschiedenen Nestern wurden zu einer graphischen Darstellung verarbeitet. Von mehreren Vogelarten, die bei der Aufzucht im Laboratorium der Zoologischen Anstalt Basel und an der Vogelwarte Sempach beobachtet werden konnten, seien der Kuckuck, der Wendehals, der Grosse Buntsprecht und die Elster genannt.

Die histologische Prüfung wurde einerseits an Paraffinschnitten ausgeführt. Diesen Untersuchungen liegen Befunde an 23 Vögeln zugrunde, die die Stadien vom 6. Embryonaltag (eTag) bis zum 42. peTag und ein adultes Stadium umfassen. Zur Fixierung gebrauchte ich vor allem das Gemisch nach BOUIN. Das embryonale Material wurde in Paraffin vom Schmelzpunkt 56-58° C eingebettet. Bei der zäh-elastischen Beschaffenheit des Schnabelwulstgewebes der peStadien bewährte sich Paraffin vom Schmelzpunkt 61° C am besten. Damit gelangen lückenlose Schnittserien. Die Schnittdicke beträgt in allen Fällen etwa 8 μ . Für die Übersichtsbilder wurde das saure Hämalaun nach MAYER kombiniert mit Benzopurpurin oder Orange G verwendet. Die kollagenen Fasern wurden mit Hilfe der Azanfärbung nach HEIDENHAIN, die elastischen mit Orcein dargestellt. Die Methode von UNNA zur gleichzeitigen Darstellung der kollagenen und elastischen Fasern mit Orcein, blauem Polychrom und Tanninlösung leistete gute Dienste. Andererseits wurde anhand von Gefrierschnitten die Prüfung des Pigments und des Fettvorkommens vorgenommen. Auf die Methoden wird in den betreffenden Abschnitten hingewiesen. Ausser dem Star wurden weitere Arten (siehe die unten angeführte Liste) in Stichproben betrachtet. Die histologischen Zeichnungen wurden alle mit dem ABBESchen Zeichenapparat in übereinstimmendem Masstab hergestellt.

In den systematischen Bezeichnungen der Ordnungen, Familien und Unterfamilien folge ich MAYR und AMADON (1951).

LISTE DER UNTERSUCHTEN ARTEN

<i>Galli</i>	
Wachtel	<i>Coturnix coturnix</i> (L.)
<i>Laro-Limicolae</i>	
Kiebitz	<i>Vanellus vanellus</i> (L.)
<i>Coraciae</i>	
Blauracke	<i>Coracias garrulus</i> L.
Wiedehopf	<i>Upupa epops</i> L.
<i>Macrochires</i>	
Mauersegler	<i>Apus apus</i> (L.)
<i>Pici</i>	
Wendehals	<i>Jynx torquilla</i> L.
Grauspecht	<i>Picus canus</i> Gm.
<i>Passeres, Oscines</i>	
Mehlschwalbe	<i>Delichon urbica</i> (L.)
Teichrohrsänger	<i>Acrocephalus scirpaesus</i> (Hermann)
Gartenrotschwanz	<i>Phoenicurus phoenicurus</i> (L.)
Amsel	<i>Turdus merula</i> L.
Weisse Bachstelze	<i>Motacilla alba</i> L.
Neuntöter	<i>Lanius collurio</i> L.
Kleiber	<i>Sitta europaea</i> L.
Mauerläufer	<i>Tichodroma muraria</i> (L.)
Kohlmeise	<i>Parus major</i> L.
Buchfink	<i>Fringilla coelebs</i> L.
Rohrhammer	<i>Emberiza schoeniclus</i> (L.)
Ein nicht näher bestimmter	<i>Icteride</i> aus Peru
Haussperling	<i>Passer domesticus</i> (L.)
Feldsperling	<i>Passer montanus</i> (L.)
Star	<i>Sturnus vulgaris</i> L.
Rabenkrähe	<i>Corvus corone</i> L.
Dohle	<i>Coloeus monedula</i> L.
Elster	<i>Pica pica</i> (L.)

I. DIE MORPHOLOGIE DES SCHNABELWULSTS

A. EINLEITUNG

Bei allen Vögeln findet sich im Schnabelwinkel eine kleine Hautfalte, die Ober- und Unterschnabel verbindet. Bei den meisten Arten ist sie ein knappes Spannhäutchen, bei einigen ein schmales Läppchen, das die Schnabelränder säumt und sich vom Winkel bis zur Nasenöffnung erstrecken kann. Diese Körperstelle erlangt bei den Nestlingen der Sperlingsvögel und einzelner anderer Ordnungen vorübergehend eine erhöhte Bedeutung, die sich in vermehrtem Wachstum und im Aufbau eines mehr oder weniger üppigen Hautgebildes äussert. HEIDECKE (1897) hat dieses Organ beim Hausperling beschrieben und Schnabelwulst genannt.

Der Schnabelwulst ist in $\pm$ stark ausgeprägter Form allen Nestlingen der *Passeres* eigen. Eine besonders gesteigerte Ausbildung erfährt er bei manchen *Estrildinae* (Prachtfinken) in den sogenannten Reflexionsperlen (CHUN 1904; NEUNZIG 1929, Photos; SARASIN 1913, Abbildungen). In einer der Norm der *Passeres* ähnlichen Form kommt er auch Vertretern der *Coraciae* zu, so den Racken (*Coraciinae*), den Eisvögeln (*Alcedinidae*) und vor allem den Hopfen (*Upupinae*) (Wiedehopf, BUSSMANN 1950, Photos). Nach der Bemerkung von SCHNEIDER (1944, Photos) bei der Beschreibung eines Spiritusexemplars eines ca. 6 Wochen alten Nestlings von *Rhinoplax vigil*: „die stark wulstig hervortretenden Schnabelwinkel sind gelb“ scheint ein dem Schnabelwulst entsprechendes Organ auch bei Arten der *Bucerotidae* vorzukommen. Einen dem *Passeres*-Typus ähnlichen, aber ziemlich schmalen Schnabelwulst besitzen auch die *Cuculidae*. Nach einer Abbildung von SWYNNERTON (1916) umgibt ein gelblicher Schnabelwulst die schwarze Mundhöhle mit gelber Zunge des Nestlings von *Colius striatus minor*. Dasselbe gilt wohl für alle sechs Arten der *Colii*. Ferner findet sich ein Schnabelwulst von etwas abweichender Gestalt bei den Spechten (*Jynginae* und *Picinae*). Er ist ein auf die Basis des Unterschnabels beschränktes, linsenförmiges, fleischfarbenes Knötchen, das beim Wendehals schwächer entwickelt ist als bei den *Picinae*. (Wendehals, SUTTER 1941; Grauspecht, BUSS-

MANN 1944; Grosser Buntspecht, BUSSMANN 1946; jede Arbeit mit Photos.) Es sei hier noch besonders auf das reiche Beobachtungs- und Bildmaterial in HEINROTHS Werk (1924, 1) und in den „Life histories of North American birds“ von BENT (1939-1950) hingewiesen. Alle diese Organe dienen der Futterübergabe vom Alt- zum Jungvogel. Dieser Aufgabe genügen sie nach zwei ganz verschiedenen, aber in gleichem Masse wirksamen Prinzipien. Darauf soll am Schluss der Arbeit eingegangen werden.

B. DIE ÄUSSERE MORPHOLOGIE

1. *Aufbau und Rückbildung*

Im Folgenden werden die Verhältnisse beim Star geschildert. Der Star hat eine Brutdauer von etwa 13 Tagen. Die Jungen verlassen die Nisthöhle am 19.—21. peTag in flugfähigem Zustand,



FIG. 1.
Star. 7. eTag.



FIG. 2.
Kiebitz. 14. eTag.

werden aber noch eine Woche von den Eltern geführt, bevor sie sich selbständig zu ernähren vermögen. Die abhängige Jugendphase (Präjuvenilzeit SUTTER 1943) dauert also etwa 4 Wochen.

Der Schnabelwulst tritt am 7. eTag, wenn die verschiedenen Körperteile in ihrer Grundform vorhanden sind, als schmale, etwas vorstehende, den Mundwinkel begrenzende Falte auf (Abb. 1).

Bei Nestflüchtern, die auf direktem Weg ihre Mundwinkelfalte aufbauen, bietet sich auf entsprechenden Entwicklungsstadien ein noch durchaus vergleichbares Bild. Bei ihnen bleiben aber in der weiteren Entwicklung die Proportionen weitgehend gewahrt. Zum Vergleich sei ein Kiebitz vom 14. eTag abgebildet (Abb. 2).

Die Falte des Stars wächst stark heran, sie wird höher und dicker und nimmt, nach vorn sich ausdehnend, bis zum Schlüpfstag etwa $\frac{2}{3}$ des Schnabelrandes in Besitz. Um diese Zeit ist die Wachstumsintensität am höchsten. Am Schlüpfstag sind bereits die typischen Formmerkmale des Schnabelwulsts zu erkennen: Wulstige Lappen sitzen den seitlichen Kanten von Ober- und Unterschnabel

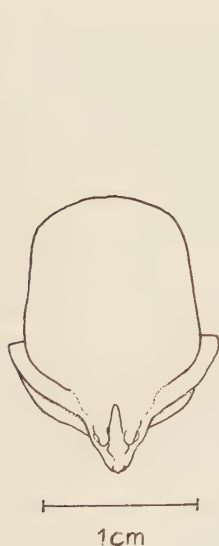


FIG. 3.
Star. Schlüpfstag.

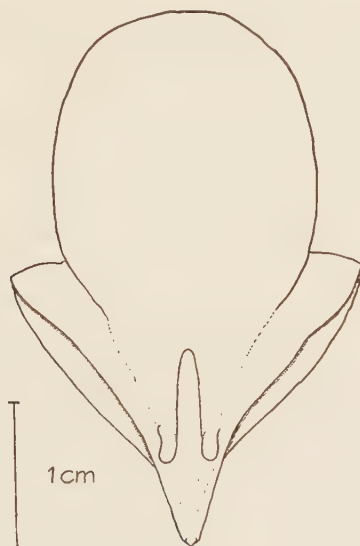


FIG. 4.
Star. 8. peTag.

auf, erreichen im Winkel, wo sie ohne Unterbrechung ineinander übergehen, ihre grösste Breite und besetzen von da nach vorn den Schnabel bis in die Gegend der Nasenöffnung. Der Wulst des Unterschnabels ist etwas breiter und länger als der des Ober-

schnabels. Beide überragen beträchtlich die Umrisse des Kopfes (Abb. 3). Das Wachstum dauert an bis zum 8. peTag, an welchem der Schnabelwulst auf der Höhe seiner Ausbildung angelangt ist und die Kopfpartie völlig dominiert (Abb. 4). Die strotzenden Lappen messen etwa 5 mm in der Breite und 1,5—2,5 mm in der Dicke. Das Gewebe ist von gummiartiger Konsistenz, proximal ziemlich fest und wenig deformierbar, distal aber elastischer und besonders geschmeidig im Winkel entsprechend der Beanspruchung beim Öffnen des Schnabels. Die Oberfläche ist, ähnlich wie die Körperhaut, fein gefurcht. Die Furchen sind auf der Aussenseite des Wulstes etwas markanter, innen sind sie sehr zart und von blossen Auge kaum zu sehen. Sie verlaufen mehrheitlich radiär zum Zentrum des Kopfes. Der ganze Schnabelwulst zeigt einen hohen Glanz, der den der nackten Körperhaut weit übertrifft. Besonders die Rundung und die Innenseite der Lappen sind dadurch ausgezeichnet. Er ist in der relativ glatten und mundhöhlenwärts feuchten Oberflächenbeschaffenheit (Schleimhaut) begründet.

Eine wichtige Eigenschaft des Schnabelwulstes ist seine Farbe, die wir im Zusammenhang mit der des Rachens betrachten müssen. Auch in dieser Beziehung sind schon beim schlüpfenden Star die wesentlichen Merkmale vorhanden. Ihre Ausbildung setzt bald nach dem Erscheinen des Schnabelwulsts als kleine Falte ein, indem er sich in einem weisslichen Ton von zunehmender Intensität vom übrigen Körper abhebt, während der Rachen zunächst fleischfarben bleibt. Erst kurz vor dem Schlüpfen, am letzten eTag, kommt in den Mundteilen ein charakteristisches Kadmiumgelb zum Vorschein, von dem vorher auch bei sorgfältiger Betrachtung noch keine Spur zu erkennen ist. Dieses Gelb tönt das Weiss des Schnabelwulsts leicht rahmfarben und verleiht dem Rachen eine anfangs allerdings noch sehr durchsichtige Farbe (SÉGUY: gelb 230), die sich aber rasch verstärkt und schon am 3. peTag die stärkste Intensität nahezu erreicht. Die helle Farbe des Schnabelwulsts verändert sich nach dem Schlüpfen kaum mehr.

Beim voll entwickelten Schnabelwulst sind alle äusseren, bei geschlossenem Schnabel sichtbaren Teile rahmfarben und zwar am Oberschnabel etwas heller als am Unterschnabel, wo der Ton mehr gelblich ist (stark aufgehelltes Kadmiumgelb, gelb 230, 229, 228). Diese Rahmfarbe geht auf der Innenseite kontinuierlich über in ein strahlendes Kadmiumgelb des Rachens (gelb 226),

das sich zentral zu Orange (gelb 211) und Orange-Ocker (gelb 246) vertieft. Im Rachen sind alle schaubaren Teile bis zum Schlund gefärbt. In den Oesophagus hinein erstreckt sich die Färbung nicht. Die Zungenunterseite ist nur wenig lichter. Beim Sperren umgibt der Schnabelwulst den Rachen als heller Saum. Diese Farbverteilung gestattet, das bei geschlossenem Schnabel hinter den schimmernden Wülsten verborgene leuchtende Rachengelb über-

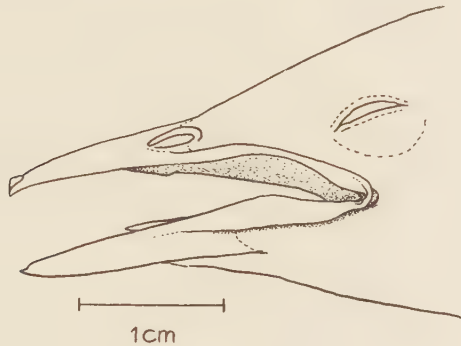


FIG. 5.
Star. 18. peTag.

raschend zu enthüllen und ermöglicht so eine starke Kontrastwirkung, mit welcher die Natur mit Vorzug arbeitet. Kleine individuelle Unterschiede in der Intensität der Färbung kommen vor.

Nicht lange verharret der Schnabelwulst auf dieser Ausbildungsstufe. Schon am 10. peTag wird es deutlich, dass ein Abbau eingesetzt hat, der den Schnabelwulst etwa ebenso rasch zum Schwinden bringt, wie er entstanden ist. Der Vorgang ist dem Welken und Dorren von Pflanzen äusserlich ähnlich. Die durch Turgeszenz prallen Lappen beginnen zu erschlaffen und zu schrumpfen. Ihre Oberfläche, besonders die äussere, wird runzlig, und die Epidermis fängt an, in kleinen gelben Schüppchen abzuschilfern. Die allmählich dünn und häutig gewordenen Lappen schlagen sich leicht nach aussen um und werden immer schmaler. Die Rückbildung beginnt im Winkel, ergreift aber bald von hinten und vom Rande her die übrigen Teile, und vom 18. peTag an tritt der Schnabelwulst äusserlich nicht mehr stark in Erscheinung (Abb. 5). Der etwas grössere Unterschnabelwulst bleibt länger sichtbar. Am 20. peTag ist der

Prozess im wesentlichen beendet. Das nunmehr schmale dürre Lättchen nimmt aber in den folgenden Tagen noch etwas an Breite ab. Ungefähr am 28. peTag ist der Adultzustand erreicht (Abb. 6).

Gleichzeitig mit der fortschreitenden Rückbildung geht der auffällige Glanz des Schnabelwulsts verloren. Seine nun runzlige Oberfläche erscheint durch das starke Abschilfern der Epidermis wie mit Puder bestäubt. Die Farbe bleibt aber vorläufig erhalten.

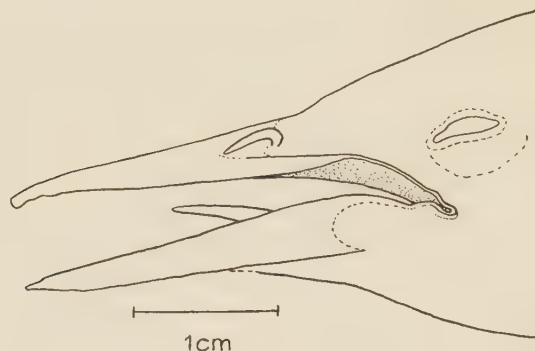


FIG 6.

Star. juvenil, ca. 15 Wochen alt.

Die durch das kragenartige Einrollen des Schnabelwulsts noch allein sichtbare Innenseite bleibt bis zum 20. Tage unverändert hell kadmiumgelb (gelb 228). Der Rachen behält ebenfalls seine intensive Färbung bis etwa am 20. Tag, an welchem die ersten Anzeichen des Verblässens zu beobachten sind. Das Gelb verliert sich zuerst in den tieferen Teilen. Der Schlund und das Gebiet der Zungenbasis, der Kehrlitze und der Choanenspalte werden rosa. Meine Notizen an Freilandstaren brechen hier ab. Bei im Laboratorium gehaltenen Staren zieht sich der Verlust des Gelb von Schnabelwulst und Rachen etwa über 14 Tage hin und ist um den 32. peTag abgeschlossen.

Bei ihnen beginnt dieser Vorgang allerdings früher und zwar jeweilen etwa 4 Tage nachdem die Stare in Pflege genommen werden, und der Verlauf ist wohl beschleunigt. Dies hängt mit der im Laboratorium verabreichten künstlichen Nahrung zusammen. Das der Gelbfärbung der Mundteile zugrunde liegende Pigment gehört in die Gruppe der Lipochrome und hat seinen Sitz im Epithel (Nachweis und Beschreibung

siehe unten). Die Lipochrome der Vögel stammen aber ausschliesslich aus der Nahrung und können im Vogelkörper höchstens um-, nicht aber aufgebaut werden (VÖLKER 1944). Für das mit den Epithelzellen dauernd abgestossene Pigment bietet die an den erforderlichen Lipochromen wohl arme künstliche Nahrung offenbar nicht genügenden Ersatz.

Nach dem 20. peTag setzt ausserdem eine bei Lupenbetrachtung deutlich feststellbare Pigmentierung des abgebauten Schnabelwulsts durch Melanin ein. Die Ränder der Hautfalte werden gräulich. Die Pigmentierung verdichtet sich nur langsam. Erst etwa am 60. Tag ist die Mundwinkelfalte voll pigmentiert und dunkel wie beim adulten Vogel.

Abgesehen von diesen letzten, $\pm$ unwesentlichen Pigmentierungsvorgängen findet also der Abbau des Schnabelwulsts um den 28. peTag seinen Abschluss. Die daraus hervorgehende Hautfalte besitzt zu diesem Zeitpunkt die für adulte Vögel typischen Ausmasse.

C. DIE HISTOLOGIE

1. *Einleitung.*

Die histologischen Untersuchungen wurden unternommen, um Aufschluss zu erhalten über

1) den geweblichen Aufbau des Schnabelwulsts, vor allem über die Vorgänge im Gewebe, auf denen die starke Volumzunahme und -verminderung beruht;

2) die Natur und den Sitz der gelben Farbe;

3) das Vorkommen von Tastkörperchen, die nach der bis dahin geltenden Auffassung charakteristische Bestandteile des Schnabelwulsts darstellen.

Im Schnabelwulst gehen die äussere Körperhaut und die Mundschleimhaut kontinuierlich ineinander über. Er ist nach Aufbau und Lage unserer Lippe vergleichbar.

Eine Reihe von im gleichen Masstab gezeichneten Querschnittsbildern soll das über die Entwicklung der äusseren Form schon Gesagte noch einmal belegen und zugleich der histologischen Besprechung als Grundlage dienen (Abb. 7, *a-q*).

Den Ausgangspunkt bildet der 7. eTag. Der Frontalschnitt (*a*) durch den Kopf des Stars zeigt die Anlage des Schnabelwulsts im Zusammenhang mit den übrigen Teilen. Zum Vergleich sei

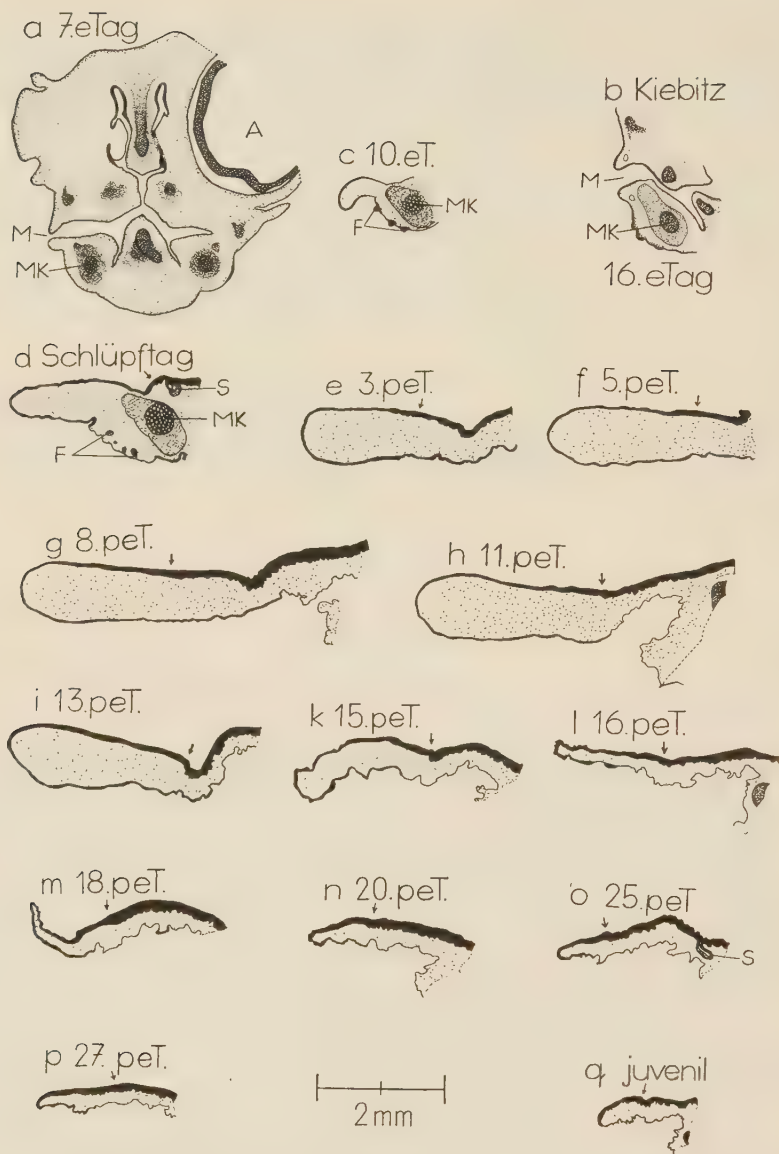


FIG. 7.

- a) Frontalschnitt durch den Kopf des Stars am 7. eTag. b) Frontalschnitt durch den Kopf des Kiebitz am 16. eTag (Ausschnitt). c)-g) Querschnitte durch den Unterschnabelwulst des Stars auf verschiedenen Entwicklungsstadien. A Auge, F Federanlagen, M Mundspalte, MK Meckelscher Knorpel, S Schleimdrüse. Der Pfeil gibt die Stelle des Uebergangs der Epidermis in die Mucosa der Mundschleimhaut an.

wieder der Kiebitz (*b*) als Vertreter der Nestflüchter abgebildet. Ähnlich verhält sich auch die Wachtel am 11. eTag. Die Zeichnungen *c-q* geben Querschnitte durch den Unterschnabelwulst wieder. Der Oberschnabelwulst zeigt übereinstimmende Verhält-



FIG. 8.

Embryonales Mesenchym der Schnabelwulstanlage. 7. eTag.
Bg Blutgefäß, M Mitose.

nisse. Die Querschnitte entstammen alle der entsprechenden Stelle. Sie liegen wenig, vom 3. peTag an 2--3 mm, vor dem Schnabelwinkel. Das Epithel ist schwarz gehalten, das Bindegewebe punktiert. Nach dem Schlüpftag kommt es zur deutlichen Abgliederung einer im Querschnitt stielförmigen Basis, die den mächtig aufgetriebenen Wulst trägt. Der Wulst, dessen histologische Beschaffenheit wir im Einzelnen betrachten wollen, ist dicht ausgefüllt von einer besonderen Form transitorischen Bindegewebes. Das Bindegewebe der Basis trägt die Merkmale des gewöhnlichen Unterhautbindegewebes und besteht aus Anteilen des Bindegewebes der

äusseren Haut (Corium) und der Mundschleimhaut (Tunica propria) (vgl. Abb. 16). Nach dem 8. peTag tritt die Rückbildung in Erscheinung. Dabei müssen die eigentlichen Abbauvorgänge vom Volumverlust durch Wasserabgabe getrennt werden. Bis zum 16. peTag vollzieht sich neben Schrumpfungsvorgängen, die vor allem die Basis betreffen, der Schwund des transitorischen Füllgewebes. Anschliessend verkürzt sich der platt gewordene Schnabelwulst und erreicht am 20. peTag eine Gestalt, die sich nur noch durch geringe Gewebeveränderungen und weitere Wasserabgabe in die der definitiven Mundwinkelfalte wandelt.

2. Der Aufbau bis zum Höhepunkt.

Die Wulstanlage am 7. eTag ist gleichmässig erfüllt von typischem, embryonalem Mesenchym. In den Knotenpunkten eines plasmatischen Netzes liegen mehrheitlich rundliche Kerne, die 1—3 grosse Nukleolen und in der fein verteilten, färbbaren Kernsubstanz einzelne grössere Schollen enthalten. Das histologische Bild und die Zelldichte sind hier und im übrigen Hautbereich des Kopfes ähnlich. In der Interzellulärsubstanz lassen sich noch keine Fasern feststellen (Abb. 8). Das Ektoderm besteht aus zwei Schichten in gemeinsamem Protoplasma eingelagerter, grosser, rundlich-ovaler Kerne, die gleichfalls 1—3 grosse Nukleolen und färbbare Schollen enthalten, und einer Deckschicht flacher Zellen mit kleinen, meist länglichen Kernen von erhöhter Färbbarkeit. (Die Deckschicht ist das Periderm im engeren Sinne; W. KRAUSE 1906.) Das Verhalten der Kerne der basalen Epithelzellen gegen Farbstoffe bleibt im Entwicklungsverlauf bis zum ausdifferenzierten Integument ungefähr gleich. Das Ektoderm sitzt einer deutlich ausgeprägten Basalmembran auf, die bei Azanfärbung die blaue Farbe der kollagenen Fasern annimmt. Es ist im ganzen Kopfgebiet noch sehr gleichförmig (Abb. 9). Wie zu erwarten, sind die histologischen Bilder entsprechender Stadien von Kiebitz und Wachtel nahezu identisch.

Am 9. eTag lassen sich im Wulst sowie in der angrenzenden Körperdecke die ersten, feinsten kollagenen Fasern erkennen. Ihre Entwicklung ist im Wulst früh begünstigt.

Am 10. eTag sind sie hier deutlich kräftiger als im Bindegewebe der benachbarten Teile. In zarten Strängen durchziehen sie

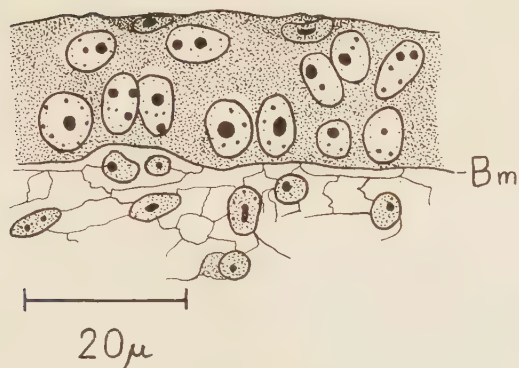


FIG. 9.

Ektoderm der Schnabelwulstanlage. 7. eTag. Bm Basalmembran.

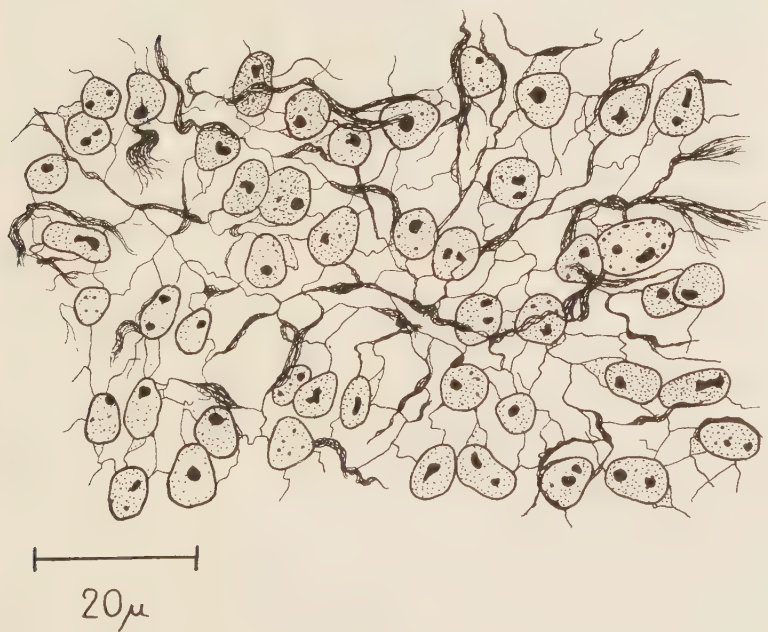


FIG. 10.

Bindegewebe des Schnabelwulsts. 10. eTag.

kreuz und quer das Mesenchym und unterlagern das Ektoderm, indem sie sich der Basalmembran dicht anschmiegen. Sie zeigen keine enge Lagebeziehung zu den einzelnen, jetzt als Fibroblasten anzusprechenden Mesenchymzellen, wohl aber scheinen sie sich zum Teil den diese verbindenden, plasmatischen Ausläufern anzulegen. Sie lassen sich aber im mikroskopischen Bild nicht streng von ihnen sondern. Gleichzeitig wird offenbar, dass die Fibroblasten

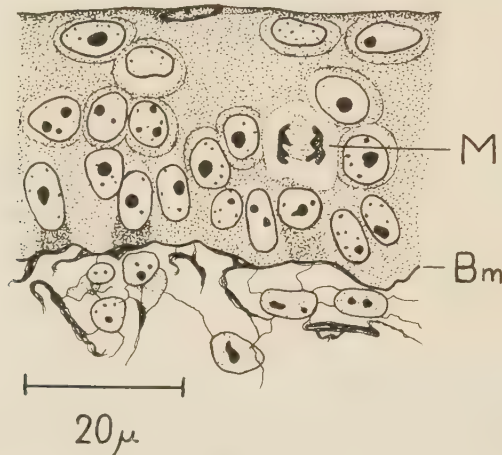


FIG. 11.

Ektoderm des Schnabelwulsts, distal. 10. eTag.
Bm Basalmembran, M Mitose.

des Wulsts im Vergleich zu denen der äusseren Haut und der Mundschleimhaut eine Sonderentwicklung einschlagen. Diese zeigt sich an in einer starken Vergrösserung der Kerne und ihrer Nukleolen (Abb. 10). Solche Fibroblasten finden sich in gleicher Ausbildung im ganzen Wulst. Dicht unter dem Ektoderm und in der Basis (hier ohne scharfe Grenze) werden sie von gewöhnlichen Fibroblasten abgelöst. Das Ektoderm, noch nicht differenziert in Epidermis und Mucosa, ist proximal noch ähnlich wie am 7. eTag. In distaler Richtung wird es aber schichtenreicher und ist am Wulstrand am stärksten. Hier finden wir 4—5 Lagen von Kernen beziehungsweise Zellen. Auf hochgestellte, längliche Basalkerne folgen rundliche Kerne in der Mitte, und auf diese wieder längliche, die sich parallel zur Oberfläche legen. In den mittleren und oberen

Lagen beginnen sich um die einzelnen Kerne die vorher nicht wahrnehmbaren Zellgrenzen abzuzeichnen. Im Bereich der Basalkerne bilden sie sich etwas später. Die Zellen der Deckschicht haben sich weiter abgeflacht und sind auseinandergerückt (Abb. 11).

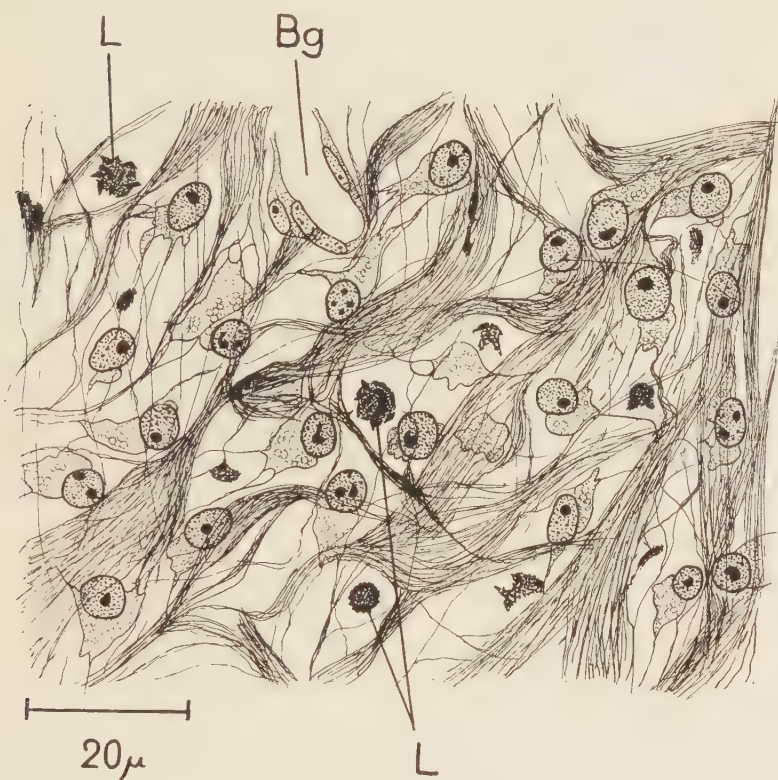


FIG. 12.

Bindegewebe des Schnabelwulsts. Schlüpftag.
Bg Blutgefäss, L Leukocyten mit kristalloiden Granula.

Am Schlüpftag ist der Zustand grösster Ausbildung des Schnabelwulsts bereits in den Grundzügen vorgezeichnet. Die $\pm$ satten, kleinen Stränge von kollagenen Fasern sind zu langen, lockeren Strähnen geworden, die sich zwischen den auseinanderrückenden Fibroblasten in allen Richtungen durchkreuzen und durchflechten. Die Fibroblastenkerne haben ihr am 10. eTag erlangtes Aussehen behalten; die Plasmakörper, wohl noch immer durch Ausläufer

untereinander verbunden, sind aber stark angewachsen. Sie liegen entweder um den Kern geballt, oft mit unregelmässigen Zipfeln oder schweifartig ausgezogen. Im Plasma ist andeutungsweise eine äusserst feine Schaumstruktur zu erkennen (Abb. 12). Für die Verteilung dieser Fibroblasten gilt noch das oben Gesagte. Das den Wulst umkleidende Integument bietet nun nach Abstossung von 2—3 oberflächlichen Lagen von mit Keratohylinschollen beladenen

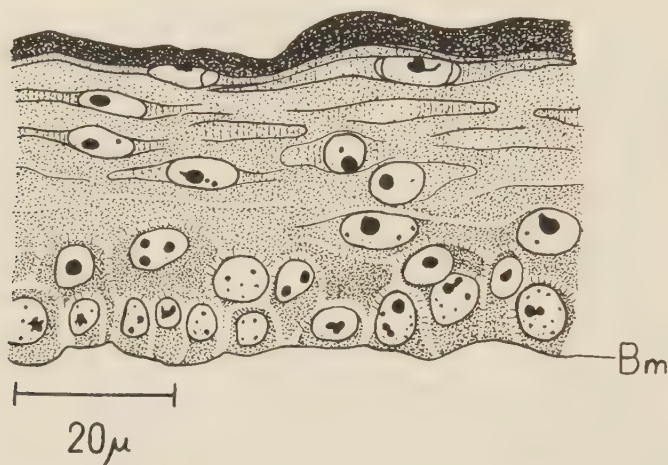


FIG. 13.

Epidermis des Schnabelwulsts, distal. Schlüpfstag.
Bm Basalmembran.

Zellen (Peridermzellen im weiteren Sinne; WEBER 1950) den Anblick des typischen, verhornenden Plattenepithels der Vogel-epidermis (für ihren Aufbau muss auf die Literatur verwiesen werden; GRESCHIK 1915, LANGE 1931) (Abb. 13). Es ist im Vergleich zur Epidermis der befiederten Haut schichtenreicher, d.h. es nimmt, ausgehend von der am Schlüpfstag etwa 5-schichtigen (die voll verhornten Zellen nicht mitgerechnet) Epidermis der Kopfseite, stetig an Lagen zu und geht etwa 8-schichtig auf der Höhe des Unterkiefers in das nicht verhornende Plattenepithel der Mucosa der Mundschleimhaut über. Der Übergang von der Epidermis in die Mucosa ist ein recht unmittelbarer: auf einer kurzen Strecke wird die Schicht der verhornenden Zellen allmählich dünner und verliert sich bald ganz. Im gleichen Bezirk strecken sich die

kubischen Basalzellen der Epidermis und werden zylindrisch. Diese später nach aussen rückende Übergangsstelle ist in den Übersichtsskizzen (Abb. 7) mit einem Pfeil bezeichnet. (Ihre Lage ist individuellen Schwankungen unterworfen. Sie liefert also keine

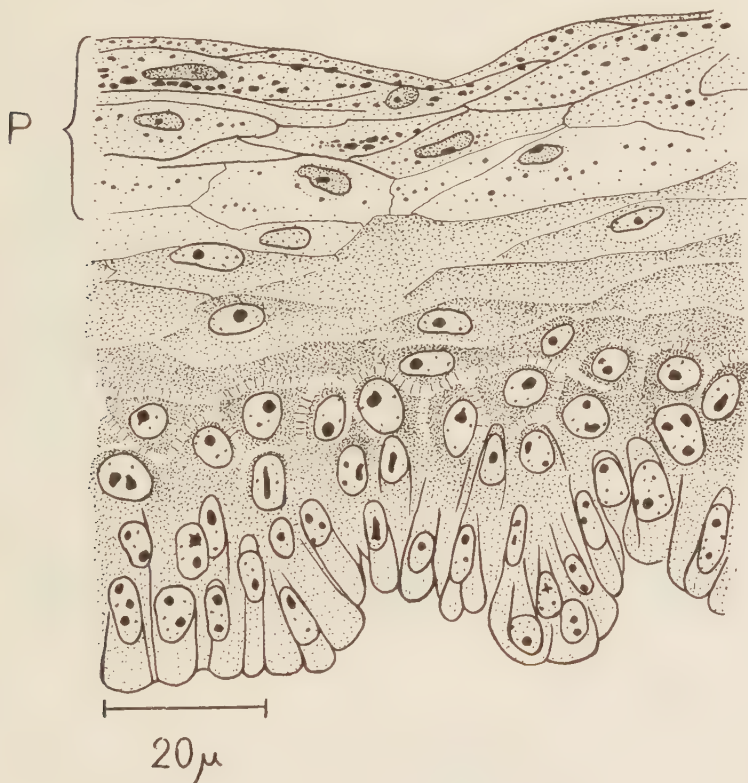


FIG. 14.

Mucosa auf der Höhe des Unterkiefers. Schlüpfstag.
P Peridermzellen mit Keratohyalinschollen.

strenge Vergleichsmarke.) Am Schlüpfstag nimmt also die Mucosa noch keinen Teil an der Hülle des Schnabelwulsts. Der in allen Teilen charakteristischen Mucosa (keine Verhornung; grössere, plasmareichere Zellen) sitzen noch einige Lagen des im Epidermisbereich bereits abgestossenen Periderms, kenntlich an den Keratohyalinschollen, auf. Einschliesslich der Peridermzellen besteht sie aus 10—12 Zelllagen (Abb. 14). Die Mucosa und die angrenzende

Epidermis sind weiterhin dadurch ausgezeichnet, dass ihre Grenze gegen das Bindegewebe nicht glatt ist, sondern dass dieses in Form von jetzt noch unbedeutenden, später aber deutlich ausgeprägten Papillen zwischen die basalen Epithelschichten hineingreift. An der

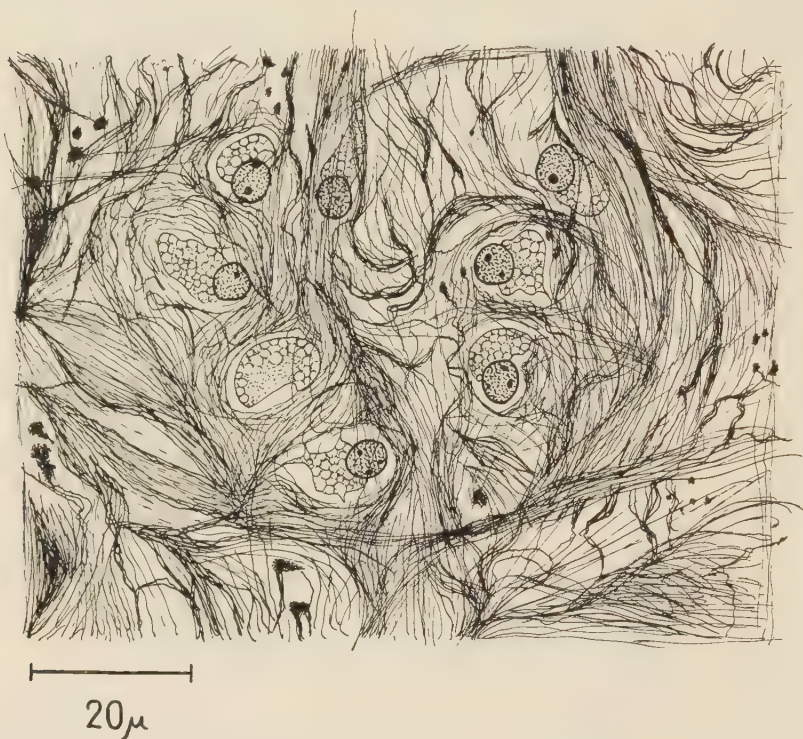


FIG. 15.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, zentral. 8. peTag.

Spitze dieser Papillen kann die Basalmembran des Epithels durchbrochen sein und eine Verbindung der basalen Zylinderzellen mit dem Bindegewebe durch Wurzelfüsschen hergestellt werden.

Eine stetige Entwicklung führt zum Höhepunkt am 8. peTag. Die kollagenen Fasern des Wulsts beherrschen jetzt völlig das histologische Bild und durchdringen sich als ungemein dichter Filz, von dem die Zeichnung nur ein vergrößertes Abbild liefern kann. Die weit auseinandergedrängten Fibroblasten unterscheiden sich vom Zustand am Schlüpftag durch verkleinerte Kernkörperchen

und durch eine auffällige Blasenstruktur der Plasmaleiber, die sich am Schlüpfstag erst ankündigte. Das Plasma ist ganz oder teilweise durchsetzt von ansehnlichen Vakuolen von etwa gleicher Grösse, die, wie mit fettfärbenden Substanzen behandelte frische Gefrierschnitte lehren, Fettröpfchen enthalten (Abb. 15). Die in der Zeichnung um die einzelnen Fibroblasten sichtbaren Höfe sind durch Schrumpfung entstandene Fixationsartefakte. Dieses für den Schnabelwulst charakteristische Bindegewebe erfüllt einen deutlich

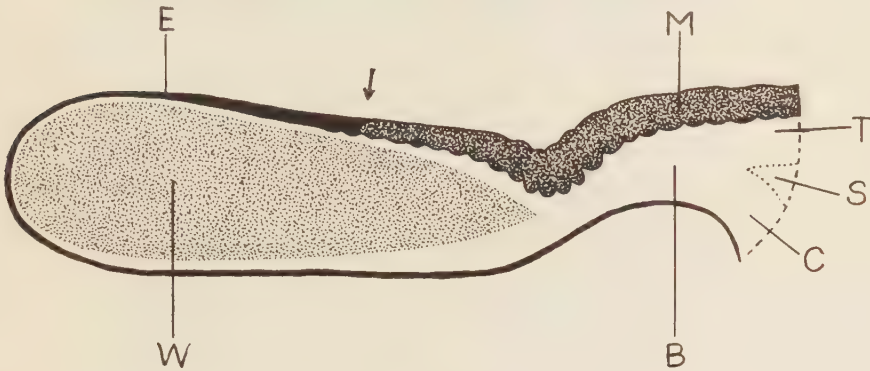


FIG. 16.

Querschnitt durch den Unterschnabelwulst, 8. peTag, schematisch. W Wulst mit transitorischem Füllgewebe, das von gewöhnlichem Bindegewebe umfasst wird; B Basis, E Epidermis, M Mucosa, C Corium, T Tunica propria, S Subcutis. Pfeil = Uebergang Epidermis-Mucosa.

abgegrenzten Bezirk, der im schematischen Schnittbild (Abb. 16) als punktierte Fläche wiedergegeben ist. Der Bezirk wird nicht ganz gleichförmig eingenommen. Das Bindegewebe zeigt eine leichte, proximodistale Verschiedenheit, die schon früh in der eZeit festzustellen war. Proximal liegen die Zellen etwas lockerer als distal. Gleichermassen ist der Faserfilz proximal durchsichtiger und gröber, distal ausserordentlich dicht und fein gewoben. Verschiedene Schnittrichtungen ergeben gleiche Bilder. Der Filz ist also durchgehend gleichgestaltet und keine Faserrichtung ist bevorzugt. Der Bezirk wird umfasst von $\pm$ straffen, ziemlich groben, sich kreuzenden und der Oberfläche parallel verlaufenden, kollagenen Faserbündeln, die der Basis angehören und in proximal ziemlich dicker Schicht, das Epithel unterlagernd, in den Wulst eintreten. Das Ausmass dieser Schicht wird in distaler Richtung immer kleiner,

bis schliesslich am Wulstrand nur eine dünne, jeweiligen 1—2 Fibroblasten enthaltende Lage den Filz vom Epithelüberzug trennt. Die diese Faserbündel begleitenden (typischen) Fibroblasten haben ziemlich kleine, rundliche oder langgestreckte Kerne mit mehreren kleinen Nukleolen und einen meist schlanken, spindelförmigen Plasmakörper. Sie unterscheiden sich also scharf von den ursprüng-

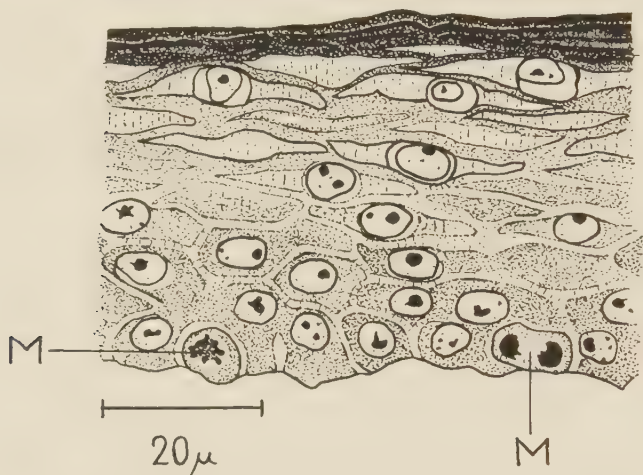


FIG. 17.

Epidermis des Schnabelwulsts, distal. 8. peTag.
M Mitosen.

lich äquivalenten, aber ganz anders differenzierten (spezialisierten) Fibroblasten des Wulstgewebes. Auf der äusseren, der Körperhaut zugewandten Seite sind den sich in den Wulst erstreckenden Faserzügen proximal vereinzelte, schwache Bündel von glatten Muskelfasern beigesellt. Subcutanes Gewebe dringt nicht in den Schnabelwulst ein. Im Integument hat ein Schichtenzuwachs stattgefunden. Der Zuwachs in der Epidermis ist gering (sie ist am Wulstrand 8—10 Zellen hoch) und kommt nicht stark zur Geltung, da die Zellen dichter liegen. Die Verhornung erscheint kräftiger. Die Hornfibrillen und der Hornmantel der einzelnen Zellen treten in der Schichtenfolge früher auf und sind augenfälliger. Trotzdem muss die Hornschicht als schwach bezeichnet werden (Abb. 17). Dagegen ist die Mucosa mit 14—17 Lagen von sehr wasserreichen

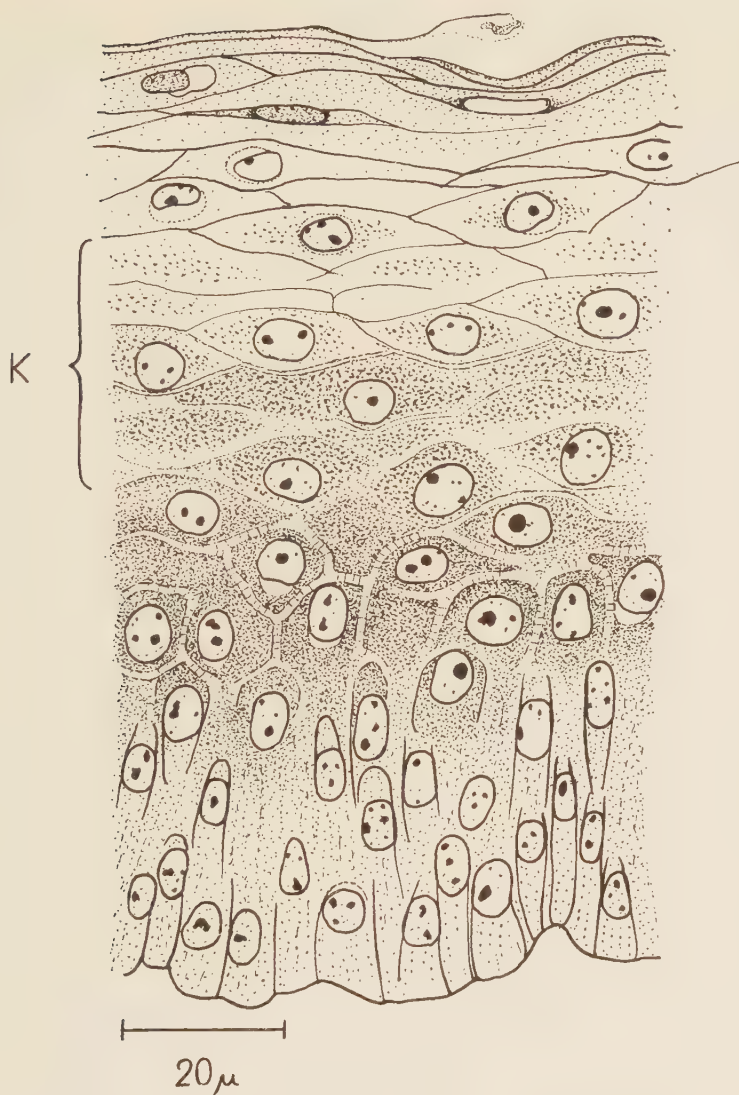


FIG. 18.

Mucosa des Schnabelwulsts. 8. peTag. K feine Keratohyalin granula in den sich abflachenden Zellen der mittleren Schicht.

Zellen bedeutend mächtiger als am Schlüpftag. Der Wasserreichtum findet in der Kerngrösse und im Umfang des Plasmas seinen Ausdruck (Abb. 18). Im Schema (Abb. 16) sind Epidermis und Mucosa

durch verschiedene Signatur hervorgehoben. Die Verlagerung der Übergangsstelle in distaler Richtung muss mit der Abgliederung und Streckung des Basalteils des Schnabelwulsts in Beziehung gebracht werden.

Neben dem bis jetzt allein betrachteten, zwischen den Fibroblasten eingelagerten, mächtigen Flechtwerk der kollagenen Fasern treten andere Gewebeelemente stark zurück. Zu erwähnen sind zuerst als stete Begleiter der kollagenen die elastischen Fasern. Sie sollen unten gesamthaft besprochen werden. Stete Begleiter des Bindegewebes sind ferner farblose Blutzellen: Leukocyten und Lymphocyten finden sich in wechselnder Zahl vom Schlüpftag an regelmässig im Schnabelwulst. Früh besonders zahlreich und auffällig sind Leukocyten mit kristalloiden, durch Azocarmin stark färbbaren Granula (Abb. 12 und 19). Vom 8. peTag an treten die Lymphocyten („Rundzellen“) ganz ausnahmsweise im Wulst, häufiger in der Basis an den verschiedensten Stellen zu grösseren oder kleineren Haufen zusammen. Das zahlenmässige Auftreten dieser Zellen steht mit den Auf- und Abbauvorgängen im Schnabelwulst in keinem erkennbaren Zusammenhang. Die Gefässversorgung ist eine mässige. Dies geht schon daraus hervor, dass beim Anschneiden des frischen Schnabelwulsts niemals Blut austritt. Proximal sind grössere, von der Basis in den Wulst übertretende Gefässe regelmässig anzutreffen. Distal finden sich nurmehr kleinste Gefässe und vor allem Kapillaren, die den Wulst durchziehen oder dem Epithel anliegen. Auch Lymphgefässe kommen vor. Nach der Literatur ist die Innervierung der Körperhaut (SCHARTAU 1938) und der Mundteile (BOTEZAT 1906) der Vögel eine ausserordentlich reiche. Dies kann, soweit es mit den gewöhnlichen Färbemethoden möglich ist, für die Basis, nicht aber für den eigentlichen Schnabelwulst bestätigt werden. In der Basis werden in jedem Schnitt zahlreiche grössere und kleinere Nervenbündel in meist geschlängeltem Verlauf in vielfältiger Weise getroffen. Im Wulst dagegen finden sie sich selten, und es müssen zahlreiche Schnitte durchmustert werden, bis man kräftigere, in ihn eintretende Nervenstränge entdeckt. Da Untersuchungen mit spezifischen Nervenfärbungen nicht angestellt wurden, begnügen wir uns mit der Aussage, dass die Innervation des Schnabelwulsts jedenfalls keine gesteigerte ist. Schliesslich sind noch Lamellenkör-

perchen zu nennen. Sie kommen einerseits in der Form der HERBSTschen Körperchen im ganzen Schnabelwulst vor. Entgegen der anfänglichen Vermutung sind sie aber ausserordentlich dünn gesät. Auch stehen sie am 8. peTag, zur Zeit der vollen Entfaltung des Schnabelwulsts, noch weit vor ihrem Entwicklungsabschluss. Andererseits finden sich kleinere, einfacher gebaute Lamellenkörperchen, die BOTEZAT (1906) den VATER-PACINischen zurechnet, im Bereich der Mundschleimhaut. Sie sind etwas häufiger als die HERBSTschen Körperchen. Näheres über die Gestalt und Verteilung dieser Organe soll unten gesagt werden. Es sei hier schon erwähnt, dass die nach HEIDECKE (1897) im Schnabelwulst des Haussperlings vorkommenden GRANDRYSchen Körperchen weder beim Star, noch beim Haussperling, noch bei den andern untersuchten Arten wieder aufgefunden werden konnten.

3. Die Rückbildung.

Der Höhepunkt der Entfaltung und der Beginn der Reduktion des Schnabelwulsts fallen beide auf den 8. peTag.

Der Vorgang im definierten Bezirk des Wulsts ist verschieden von dem in der Basis und soll zuerst gesondert beschrieben werden. Anschliessend wenden wir uns zur Basis und zuletzt zum Epithel. Dieses erfährt im Verlaufe der Rückbildung eine starke Verkürzung.

a) Die Rückbildung des Wulsts.

Die Veränderungen im Wulst verlaufen in ihrer ersten Phase, die sich über etwa 8 Tage hinzieht, unter dem Bilde einer typischen Entdifferenzierung mit Rückkehr des Gewebes auf die embryonale Organisationsstufe. Sie nehmen (im Schnittbild) ihren Anfang auf der äusseren, der Körperhaut zugekehrten Seite, und zwar fast gleichzeitig auf der ganzen Breite, und dehnen sich hernach allmählich gegen die Mundseite aus. Sie schreiten distal, wo der Wulst den grössten Umfang besitzt, etwas rascher voran und erfassen zuerst diesen Teil, bald aber auch den übrigen Bezirk des Wulsts. Sie führen zu einer $\pm$ vollständigen Auflösung des kollagenen Faserfilzes und bewirken so die schon genannten, äusserlich wahrnehmbaren Erscheinungen der Volumabnahme und der, zuerst auf der äusseren Seite sich zeigenden, Faltungen des Epithels.

Am Schluss dieser ersten Phase der Umwandlung steht der abgeflachte, dünne Wulst des 16. peTags (Abb. 7, g-l). Das histologische Geschehen verläuft wie folgt. Solange der Faserfilz nicht vom Abbau ergriffen wird, behält er seine am 8. peTag erlangte Orga-

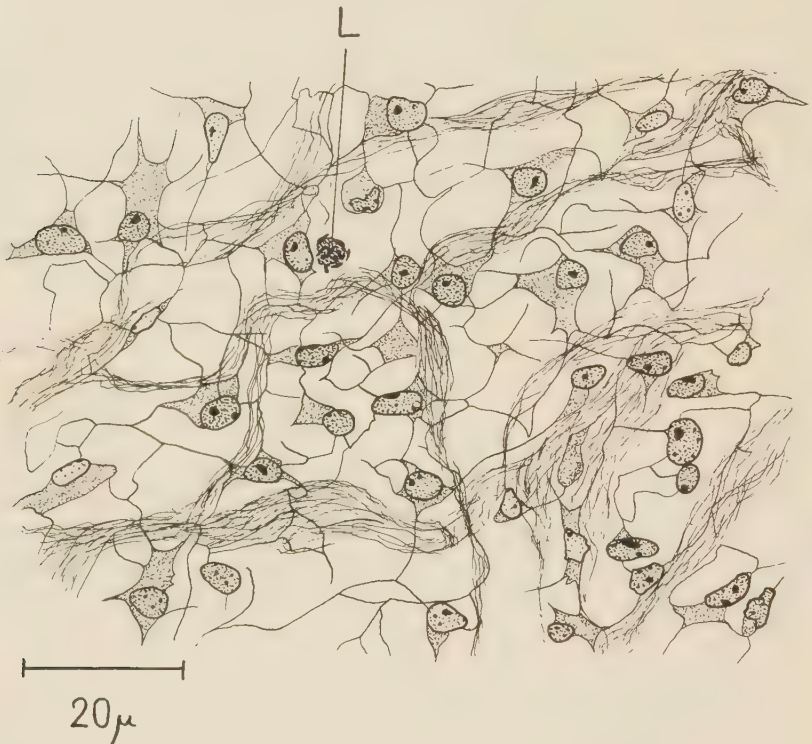


FIG. 19.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal, zentral. 15. peTag. Das Gewebe gleicht dem reticulären Bindegewebe. L Leucocyt mit kristalloiden Granula.

nisation. In der allmählich vorrückenden, relativ schmalen Umwandlungszone lichten sich fast unmerklich die kollagenen Fasern ohne sich zu desorganisieren und schwinden schliesslich mit Ausnahme vereinzelter, zarter Stränge ganz. (Die erwähnten, den Wulst umfassenden Faserzüge bleiben in der Regel unberührt.) Gleichzeitig wandeln sich die Fibroblasten. Ihre Kerne verkleinern sich, bewahren aber in der Regel ihre rundliche, pralle Form und den Charakter ihrer Binnenstruktur. Nur ausnahmsweise fältelt

sich die Kernmembran. Die Plasmakörper verdichten sich, die Vakuolen werden kleiner und gehen verloren (und mit ihnen auch das Fett), und das Plasma gewinnt ein $\pm$ homogenes Aussehen. In Korrelation mit dem Faserschwund rücken die Fibroblasten wieder beträchtlich zusammen. So entsteht entlang der Umwandlungszone eine Gewebeform, die dem reticulären Bindegewebe gleicht (Abb. 19). Am 15. peTag ist der grösste Teil des Wulsts in dieser Weise umgewandelt. Proximal auf der Mundseite steht noch ein Rest unveränderten Wulstgewebes. Durch die Faserauflösung kommen die von der eingelagerten Fasermasse wohl nur verdeckten, aber niemals aufgegebenen Plasmaverbindungen der Fibroblasten wieder zum Vorschein.

Diese Beobachtung bestärkt die neuerdings wieder vermehrt vertretene Ansicht, dass es sich bei dieser Art des Bindegewebes um einen zusammenhängenden, plasmodialen Gewebeverband handelt. Demgemäss muss dessen Leistung der Faserbildung und -auflösung als die Gesamtleistung eines Gewebes verstanden werden, und nicht als die einzelner Zellen (STÖHR 1951, STUDNICKA 1952). Damit im Einklang steht die Tatsache, dass die Fasern von Anfang an in der durch ihre Gesamtheit hervorgebrachten Struktur einen auf das ganze Gewebe und nicht (oder nur in untergeordnetem Masse) auf die einzelnen Zellkörper bezogenen Verlauf beobachten lassen.

Die Entdifferenzierung geht stetig weiter: Fortgesetzte Faser- und Auflösung, weitgehender Schwund der um die Kerne gelagerten Plasmakörper und dauerndes Zusammenrücken der Zellen ergeben am 16. peTag im ganzen Wulst ein Bild, das mit dem embryonalen Mesenchym viele Züge gemein hat (Abb. 20, vergl. Abb. 8). Das Bild ist allerdings uneinheitlich. Neben den Zellen von $\pm$ embryonalem Charakter finden sich manche, die in der jetzt einsetzenden Differenzierung zu gewöhnlichen Fibroblasten schon $\pm$ weit fortgeschritten sind (die kleine, oft sehr kleine, rundliche oder längliche Gestalt und die kleinen, häufig in Mehrzahl vorhandenen Nukleolen sind Merkmale der typischen Fibroblastenkerne), und einzelne andere, die einer pyknotischen Degeneration entgegengehen, die sich in der Kernschrumpfung und der Verdichtung der färbbaren Kernsubstanz ankündigt.

Mit dem Einsetzen dieser Differenzierungsvorgänge tritt das histologische Geschehen im Schnabelwulst in eine neue, progressive

Phase. Sie ist dadurch gekennzeichnet, dass sich das Gewebe, wie es in der Basis von Anfang an geschah, in der für die Lederhaut typischen Weise ordnet, während die Reduktion der gesamten Gestalt fortschreitet. Sie lässt sich in zwei Abschnitte gliedern. Im ersten wird das weiter zusammengefallene, distale Wulstge-

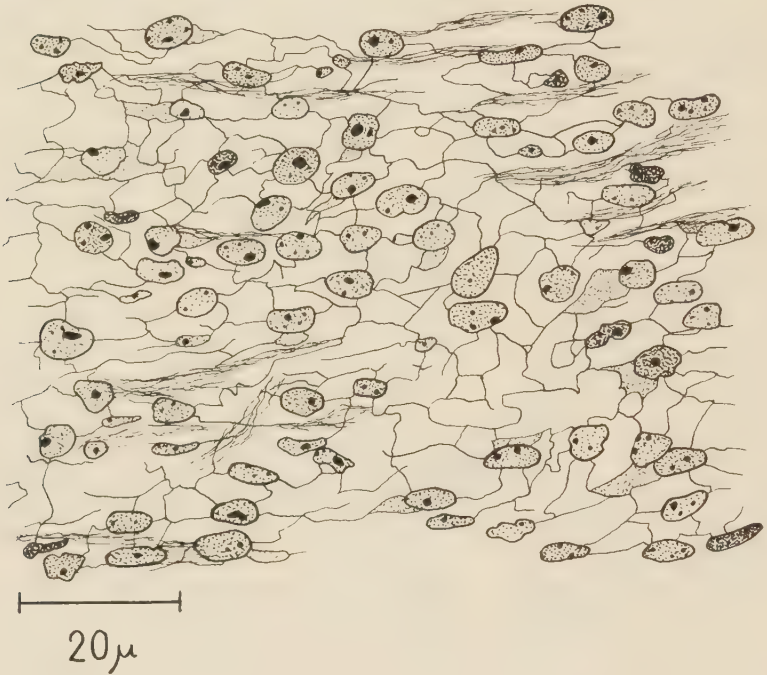


FIG. 20.

Bindegewebe des Schnabelwulsts. 16. peTag. Vgl. Abb. 8.

webe in proximaler Richtung verlagert. Die Mundwinkelfalte erlangt dabei am 20. peTag annähernd ihre definitive Gestalt (Abb. 7 *m* und *n*). Die Fibroblasten vollenden ihre Umwandlung und gruppieren sich parallel zur Oberfläche. Es werden zunächst noch keine neuen Fasern gebildet. Die Abb. 21 zeigt die Verhältnisse im distalen Teil des Wulsts am 18. peTag. Man erkennt die der Basalmembran der stark angenäherten Epithelschichten beiderseits parallel verlaufenden und vom Abbau unberührten, straffen Faserzüge; dazwischen das $\pm$ faserfreie Gewebe des reduzierten Wulsts mit den umdifferenzierten Fibroblasten und

einzelnen pyknotischen Kernen. Nach vollendetem Rückzug der distalen Wulstpartie wird im zweiten und letzten Abschnitt das Gewebe in endgültiger Lagerung ausdifferenziert. Es verschmilzt dabei völlig mit dem Bindegewebe der Basis, indem es den gleichen

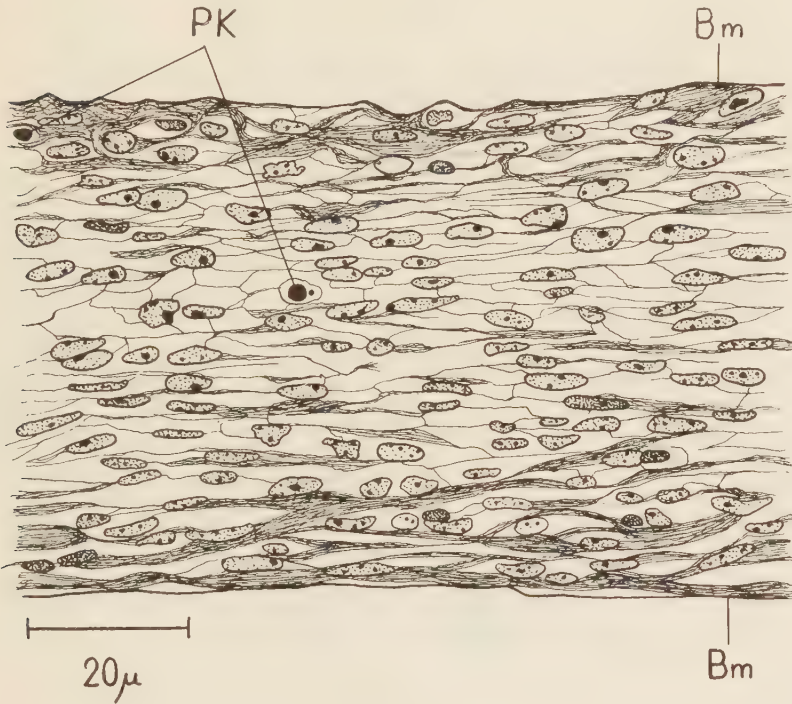


FIG. 21.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal. 18. peTag. Bm Basalmembran der Epidermis, PK pyknotische Kerne.

Charakter annimmt (Abb. 7, *n-q*). Die Faserbildung, die bereits im späteren Verlauf des vorigen Abschnitts einsetzte, wird jetzt mächtig gefördert. Überall zwischen den nach der Verschiebung (besonders distal) vorübergehend wieder lockerer gelagerten Fibroblasten treten in ähnlichen Strängen wie am 10. eTag neue kollagene Fasern auf (Abb. 22). Sie wachsen der neuen Gewebestruktur gemäss zu derben, sich kreuzenden, mehrheitlich parallel zur Oberfläche geschichteten Bündeln heran. Proximal geht das Gewebe in der Entwicklung voraus. Die letzten Differenzierungsvorgänge

lassen sich am distalen Rand der Hautfalte beobachten. Noch immer finden sich im Gewebe einzelne zugrundegehende Kerne. Bereits am 22. peTag ist der neue Faseraufbau zur Hauptsache

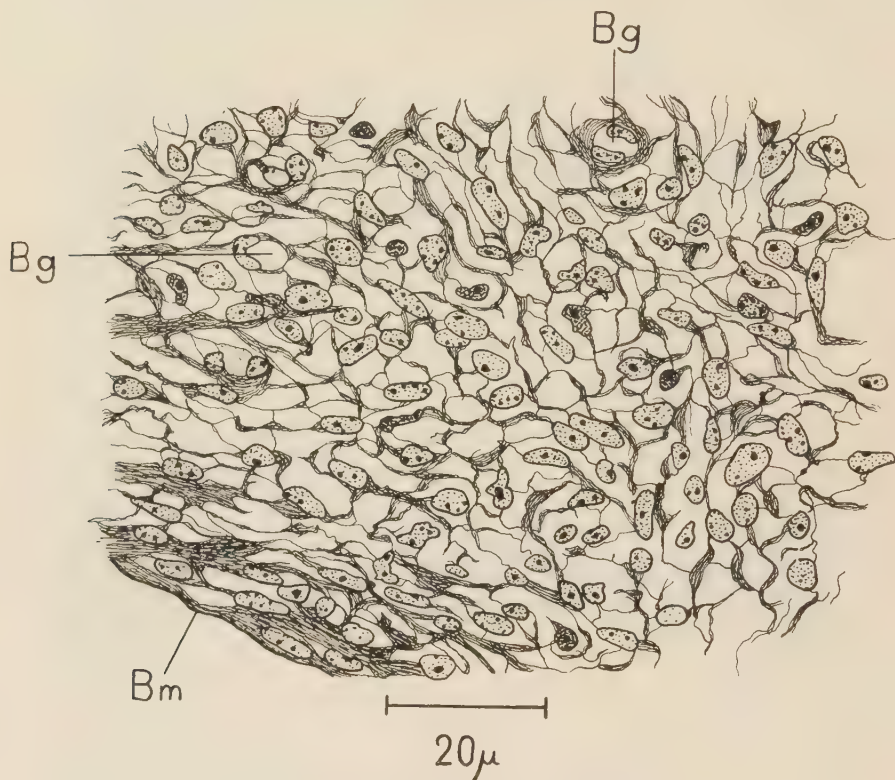


FIG. 22.

Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal. 20. peTag. Bg Kapillaren, Bm Basalmembran der Epidermis. Vgl. Abb. 10.

vollzogen. Zu diesem Zeitpunkt sind die Fasern noch in einer $\pm$ -reichlich vorhandenen Grundsubstanz („Gewebsflüssigkeit“) eingelagert. Diese geht in den folgenden Tagen allmählich zurück, wobei sich die Bündel immer dichter zusammenschliessen. In diesem Vorgang der Wasserabgabe ist die Volumabnahme der Mundwinkelfalte nach dem 20. peTag begründet. Er ist nach wenigen Tagen im wesentlichen abgeschlossen, setzt sich aber in geringem

Masse noch einige Zeit in der Juvenilperiode fort. Das Bindegewebe der Mundwinkelfalte gleicht jetzt in allen Zügen dem gewöhnlichen Unterhautbindegewebe mit der einen Ausnahme, dass es an Zellen reicher ist (Abb. 23). Das dicht geschlossene

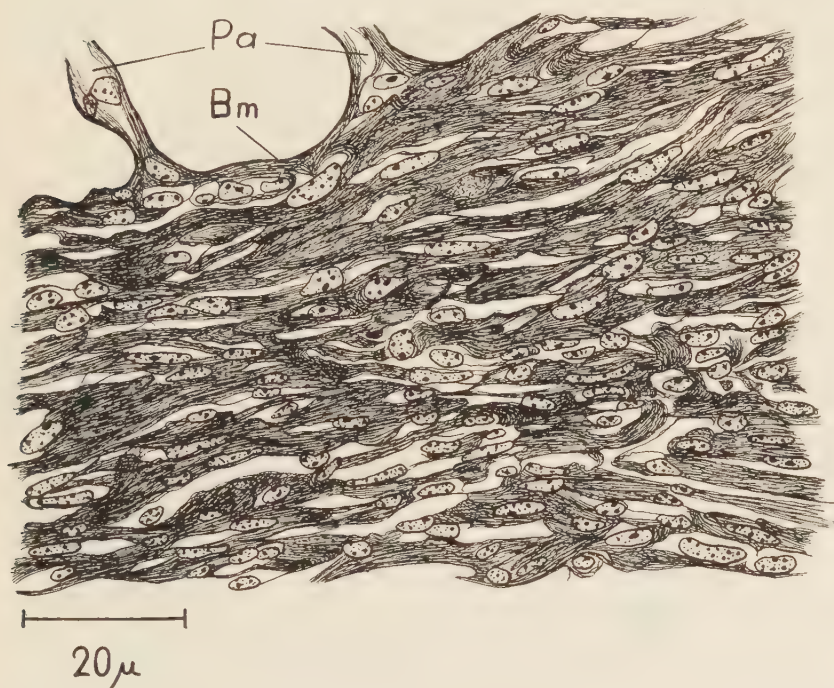


FIG. 23.

Bindegewebe der definitiven Mundwinkelfalte. Juveniler Star. Bm Basalmembran der Epidermis, Pa Papillen des Bindegewebes.

Fasergefüge verleiht der Mundwinkelfalte die trockenhäutige, ledrige Beschaffenheit.

Während der Umwandlung des Wulsts lässt sich das Obliterieren und Zerfallen von Kapillaren und kleineren Gefässen beobachten. Grössere Gefässe und Nervenbündel und die Lamellenkörperchen werden aber nicht angegriffen. (Über die feinere Nervenversorgung kann aus den angeführten Gründen nichts ausgesagt werden.)

b) Die Rückbildung der Basis.

Die Reduktion der Basis und der ihr angehörenden, in den Wulst eintretenden Faserzüge verläuft ganz analog der eben geschilderten, auf Wasserabgabe beruhenden Volumabnahme der Mundwinkelfalte. (Hier findet also kein Faserabbau statt.) Sie ist ein einfacher Schrumpfungsvorgang, der sich auch in der gewöhnlichen, am 8. peTag in gleichem Grade wasserhaltigen Körperhaut in identischer Weise vollzieht. Dies soll weiter unten noch belegt werden.

c) Die Rückbildung des Epithels.

Während der Reduktion des Schnabelwulsts passt sich das Epithel dem abnehmenden Volumen des Füllgewebes fortlaufend an. Die Reduktion von Epithel und Füllgewebe verläuft soweit koordiniert, dass nur verhältnismässig unbedeutende Falten entstehen. Die Anzahl der Zellagen im Epithel bleibt während der ganzen Reduktion, von kleinen Schwankungen bei der Faltenbildung abgesehen, unverändert. Die notwendige Verminderung der Zellenzahl wird durch eine beschleunigte Abstossung der obersten Elemente herbeigeführt. Diese Abstossung lässt sich für die Mucosa nur ungenügend nachweisen, da hier die obersten, absterbenden Zellagen wohl dauernd bei der Nahrungsaufnahme abgescheuert werden. In der Epidermis kommt dagegen der beschleunigte Verhornungsprozess, der, wie schon erwähnt, auch am lebenden Vogel auffällt, histologisch gut zum Ausdruck. Über dem ganzen Wulst, besonders aber am distalen Rand wird die Hornschicht mit den Tagen zusehends mächtiger und erreicht vom 15. bis zum 22. peTag die grössten Ausmasse. Der Grad der Verhornung ist verhältnismässig gering. Die oft 10—20 Schichten zählende Hornmasse ist sehr locker gebaut und stets von blasigen, nicht zusammengepressten Zellen durchsetzt (Abb. 24). Ihre Stärke wechselt, da die oberflächlichen Zellen stets in + grossen, zusammenhängenden Fetzen abblättern. Nach dem 22. peTag wird der normale Verhornungsprozess wieder aufgenommen. Bald sind die letzten, von der lebhaften Verhornungstätigkeit zeugenden Hornlagen völlig abgestreift. Die zweifellos beträchtlichen Zellverschiebungen, die sich im Stratum germinativum abspielen und seine Verkürzung zur Folge haben, lassen sich aus dem histologischen Präparat nicht ablesen. Sie lassen sich nur erschliessen.

Das Stratum germinativum zeigt im Vergleich zum 8. peTag in seinem Aussehen keine Besonderheiten mit der Ausnahme, dass die in der Regel sehr gleichmässig geformten basalen Zellen be-

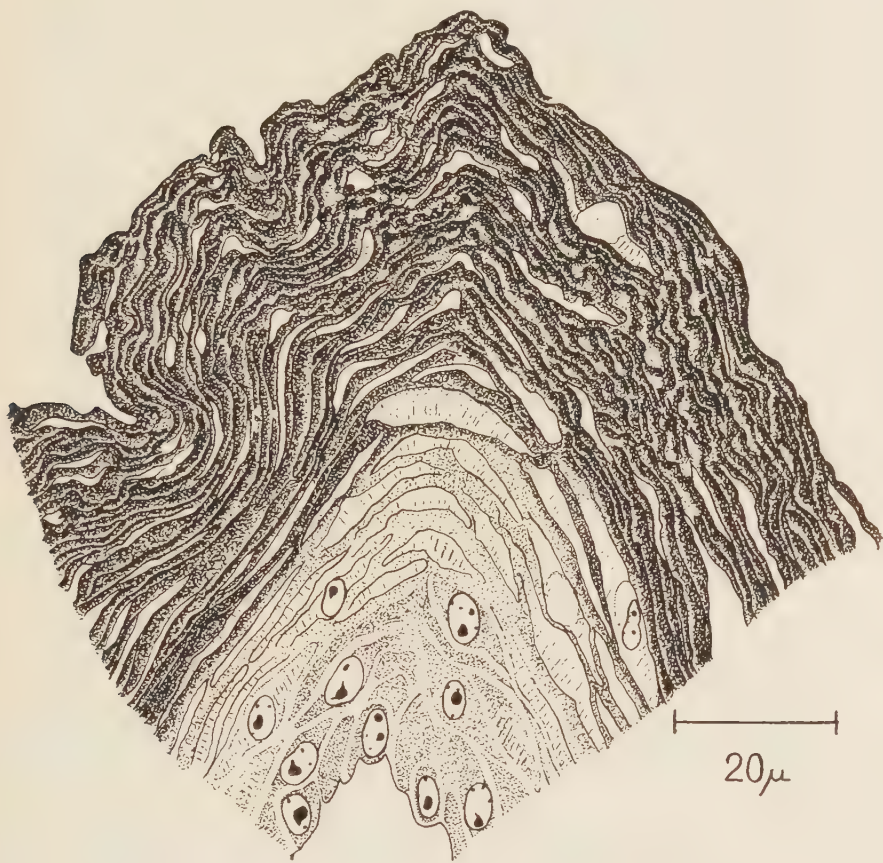


FIG. 24.

Epidermis des Schnabelwulsts, distal. 18. peTag.

sonders am 15. peTag im Zeitpunkt der erhöhten Faltenbildung den verschiedenen Druck- und Spannungsverhältnissen entsprechend in verschiedener Weise gepresst oder gedehnt erscheinen. Die Mitosetätigkeit bleibt unbeeinflusst. Sie verläuft vom 5. peTag an sehr regelmässig (vorher ist sie den Wachstumsvorgängen ent-

sprechend gesteigert). Auf jedem Schnitt können in ungefähr konstanter Zahl Zellteilungen beobachtet werden. Wohl in Korrelation mit der stärkeren Abnutzung sind sie auf der Mundseite stets häufiger.

Gewissermassen als Indikatoren, dass die Umwälzungen in der Epidermis abgeschlossen sind, treten am 22. peTag im distalen

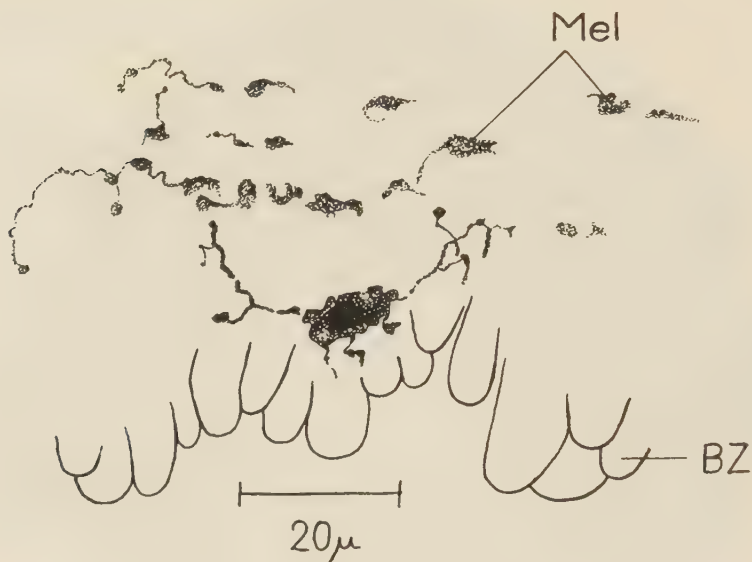


FIG. 25.

Melanophore zwischen den basalen Epidermiszellen des rückgebildeten Schnabelwulsts, distal. 26. peTag. BZ angedeutete basale Zylinderzellen, Mel Melanin in Epidermiszellen. Formol, ungefärbter Gefrierschnitt, 20 μ .

Rand der Hautfalte in den basalen Epithelschichten Melanophoren auf, die die Epithelzellen mit Melaninkörnchen beladen (Abb. 25).

Die früh auf die Mucosa und die angrenzende Epidermis beschränkte Verzahnung des Epithels mit der Cutis durch die erwähnten Papillen wird im Verlauf der Entwicklung markanter (Abb. 26) und breitet sich nach dem 20. peTag allmählich auch auf die Epidermis bis zum Rand der Falte aus (Abb. 27). (Solche Papillen kommen in der Regel nur an Hautstellen vor, die einer erhöhten Beanspruchung ausgesetzt sind und fehlen in der von Federn bedeckten Körperhaut.)

Der erwähnte hohe Wassergehalt der Mucosa geht nach dem 8. peTag nach und nach zurück (vergl. Abb. 18 und Abb. 26).

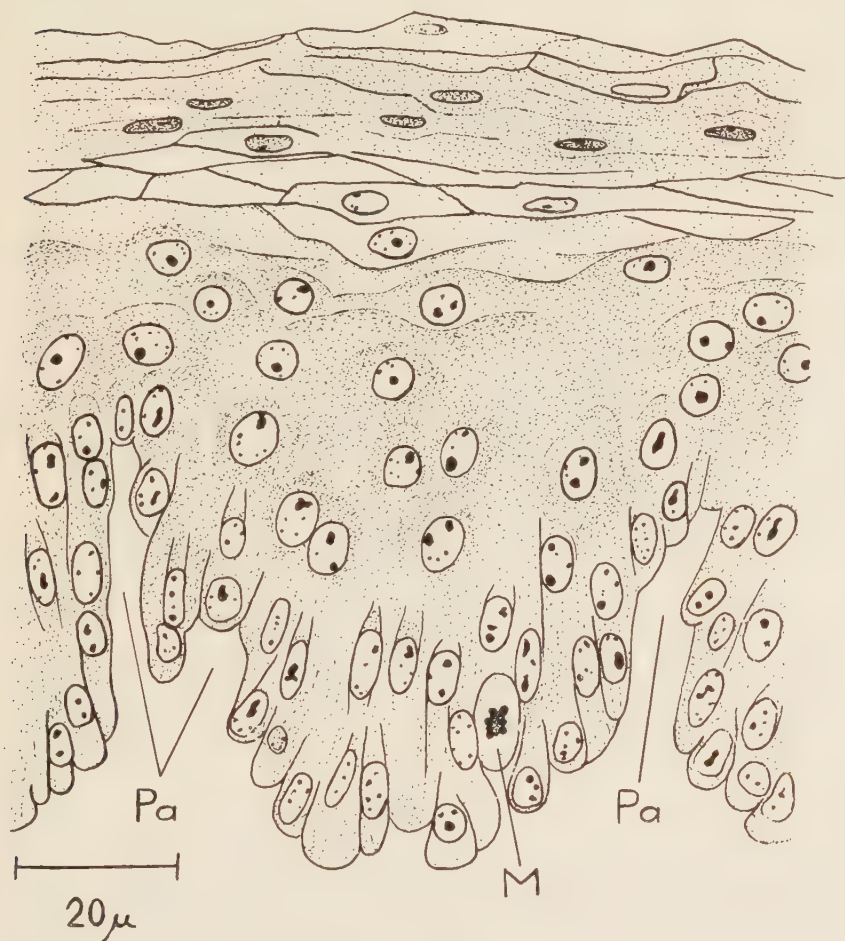


FIG. 26.

Mucosa des Schnabelwulsts. 16. peTag.

M Mitose, Pa Bindegewebpapillen (nicht gezeichnet).

Der Endzustand ist in einer halbschematischen Zeichnung festgehalten und dem Höhepunkt gegenübergestellt (Abb. 28). Die Epidermis zeigt keine derartigen Veränderungen. Nach dem 22. peTag setzt in der Mucosa ausserdem ein geringer Schichten-

abbau von durchschnittlich 15 auf 11 Lagen ein. Ähnliches erfolgt in der Epidermis, die den Übergang vom Schnabelwulst zur Körperhaut bildet, schon nach dem 11. peTag. Die Zahl der übereinandergelagerten (unverhornten) Zellen vermindert sich hier von 5 auf

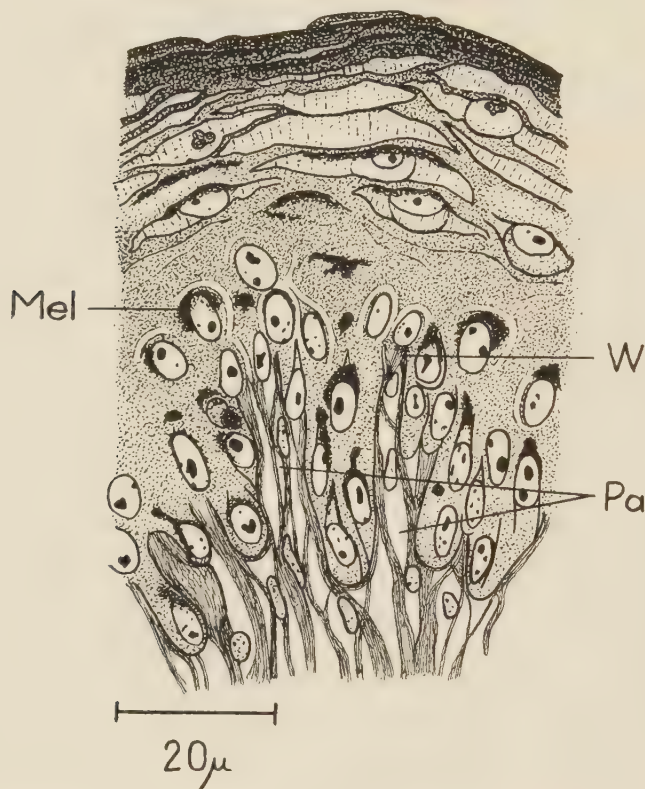


FIG. 27.

Epidermis der definitiven Mundwinkelfalte, distal. Juveniler Star. Mel Melanin in den Epidermiszellen, Pa Bindegewebspapillen, W Wurzelfüsschen.

1—2. Beide Vorgänge ziehen sich bis zum Entwicklungsabschluss der Mundwinkelfalte hin.

Ein eigentliches Stratum granulosum konnte ich im ganzen, den Schnabelwulst umhüllenden Epithel nicht feststellen. Es fanden sich aber regelmässig in den mittleren, sich abflachenden Zellen der Mucosa aller Entwicklungsstadien mehr oder weniger deutlich zutage tretende, sehr feine Granula, die sich in den frischen Gefrier-

schnitten durch starke Lichtbrechung und in den Paraffinschnitten durch Aufnahme von Hämatoxylin oder Azocarmin hervorhoben. Den Farbstoffen gegenüber verhalten sie sich gleich wie die allerdings viel größeren Körner des Periderms. Sie sind wohl ebenfalls als Keratohyalinkörner anzusprechen (Abb. 18).

4. „Quantitativer Überblick“ über die Vorgänge im Bindegewebe.

Die Volumzunahme und -verminderung des Schnabelwulstbindegewebes beruht auf der Einlagerung und Wiederentfernung

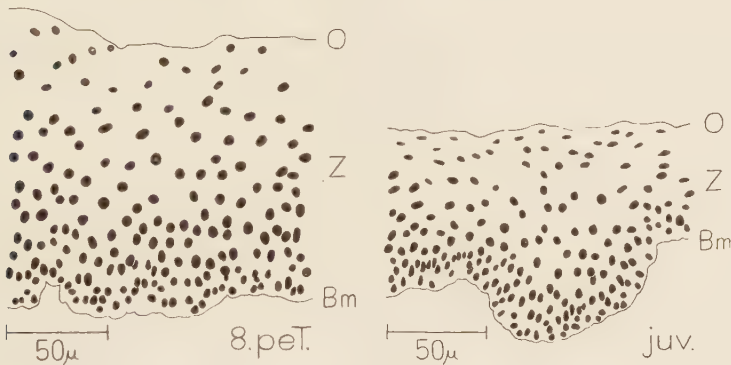


FIG. 28.

Schematisiertes Schnittbild der Mucosa des Schnabelwulsts am 8. peTag (links) und der Mucosa der definitiven Mundwinkelfalte des juvenilen Stars (rechts). O Oberfläche, Z Zellkerne, Bm Basalmembran. Beim juvenilen Star ist die Schichtenzahl etwas geringer und die Zellen und Zellkerne sind kleiner.

von Interzellulärsubstanz bei ungefähr konstanter Zellenzahl. Die Zellvermehrung ist um den 10. eTag am lebhaftesten. Anschließend wird sie allmählich schwächer und ist am 3. peTag abgeschlossen. Man trifft die Mitosen im ganzen Wulst, stets aber distal und vom Schlüpftag an bei der Streckung des Basalteils auch proximal gehäuft. Nach dem 3. peTag können im Wulst keine, in der Basis nurmehr ganz vereinzelte Zellteilungen beobachtet werden. Die Massenzunahme der Interzellulärsubstanz findet im Auseinanderücken, die Abnahme im Zusammenrücken der Fibroblasten ihren Ausdruck. Der Vorgang kann durch das Auszählen der Fibroblasten/Flächeneinheit dargestellt werden. Als Vertreter der Zellen wurden die Kerne in der Zeichnung aufgetragen. Wir betrachten zuerst



FIG. 29

Die Zelldichte im Bindegewebe des Schnabelwulsts in verschiedenen Entwicklungsstadien, dargestellt durch die Anzahl der Kerne/Flächeneinheit.

Probe/flächen	Alter	Kerne/Flächeneinheit
a	40. eTag	126
b	Schlüpftag	66
c	3. peTag	27
d	5. peTag	17
e	8. peTag	16
f	11. peTag	16
g	15. peTag, proximal	49
h	15. peTag, distal	46
i	16. peTag	182
k	juvenil	201

In Probe/fläche a sind 2 Mitosen durch besondere Signatur hervorgehoben. Erklärung im Text.

allein den Wulst (Abb. 29). Die Probeflächen *a-k* (mit Ausnahme von *g* und *h*) wurden alle an der entsprechenden Stelle zentral im Schnittbild gewählt. Das Auseinanderweichen und Wiedertzusammenschliessen der Zellen geht aus der Abbildung deutlich hervor. Um den 5. peTag (*d*) wird eine minimale Zelldichte erreicht, die

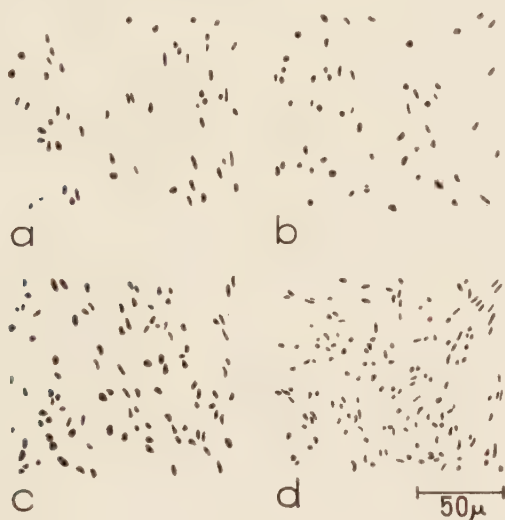


FIG. 30.

Die Zelldichte im Bindegewebe der Basis des Schnabelwulsts in verschiedenen Entwicklungsstadien (*a*, *c*, *d*). Zum Vergleich die Zelldichte im Bindegewebe der gewöhnlichen Körperhaut am 8. peTag (*b*).

Probeflächen	Alter	Kerne/Flächeneinheit
<i>a</i>	8. peTag	57
<i>b</i>	8. peTag	56
<i>c</i>	15. peTag	104
<i>d</i>	juvenil	156

Erklärung im Text.

unverändert erhalten bleibt, bis die rückläufige Entwicklung einsetzt. Dieselbe Zelldichte treffen wir noch am 15. peTag im proximalen Teil des Wulsts (*g*), während distal der Schwund der Zwischensubstanz und der Zusammenschluss der Zellen schon weit fortgeschritten ist (*h*). Die fortgesetzte Umwandlung führt zu der grossen Zelldichte der definitiven Mundwinkelfalte (*k*). Der vom 16. bis zum 22. peTag vereinzelt beobachtete Zelltod fällt im gesamten Abbaugeschehen kaum ins Gewicht. Im Gegensatz zum Wulst ist in der Basis allein die flüssige Interzellulärsubstanz

vorübergehend vermehrt. Die Faserbildung ist hier von Anfang an auf den Endzustand ausgerichtet. Am 8. peTag ist die Basis ausserordentlich wasserreich. Dies zeigt sich in der relativ geringen Dichte der Fibroblasten (Abb. 30, *a*). Eine Stichprobe von der Haut am Kinn am selben peTag (*b*) lässt schliessen, dass der hohe Wassergehalt in diesem Entwicklungsstadium für das ganze Integument typisch ist (und Beobachtungen an Nestlingen bei der Aufzucht scheinen diesen Befund zu bestätigen). Im Verlauf der Reduktion nimmt die Gewebsflüssigkeit allmählich ab und die Fibroblasten und Fasern rücken zusammen (*c*). Die endgültige Zelldichte an der Basis der Mundwinkelfalte steht hinter der der distalen Partie zurück (*d*).

5. Die Fettröpfchen in den Fibroblasten.

Wie erwähnt, sind die in den Paraffinschnitten beobachteten, früh kleinen und schwer wahrnehmbaren, später aber grossen und deutlichen Vakuolen in den Plasmakörpern der Schnabelwulst-Fibroblasten durch darin enthaltene Fettröpfchen bedingt. In Ergänzung des Gesagten seien darum noch die an den mit Sudan III gefärbten Gefrierschnitten erhobenen Befunde mitgeteilt. Die Sudanfärbung bringt beinahe alle im tierischen Gewebe vorkommenden Fettsubstanzen (Fette und Lipide) zur Darstellung und erlaubt daher kein Urteil über ihre Gruppenzugehörigkeit.

Zur Untersuchung wurden 20 μ dicke Schnitte von in Formol fixiertem Material verwendet. (Da beim Schneiden des frischen Materials leicht Fett aus den Vakuolen austritt, empfiehlt sich die Fixierung.) Zur Kernfärbung diente Hämalan (MAYER). Die Schnitte wurden in Glycerin oder Glyceringelatine eingeschlossen.

Das Fett lässt sich erstmals am 10/11. eTag nachweisen. Zu diesem Zeitpunkt erscheint das mit Sudan III gefärbte Wulstgewebe bei schwacher Vergrösserung leicht orange getönt. Bei starker Vergrösserung erkennt man in den noch wenig umfangreichen Plasmaleibern bereits zahlreiche, distinkte, kleinste Tröpfchen. Am 12. eTag lassen sich schon alle für die weitere Entwicklung charakteristischen Einzelheiten feststellen: Sämtliche Zellen des definierten Gewebebezirks enthalten Fettröpfchen von leicht verschiedener Grösse in $\pm$ grosser Zahl. Die zentral gelegenen Zellen sind etwas stärker beladen. Die zunächst noch sehr kleinen

Tröpfchen vergrössern sich stetig bis zum 8. peTag. An diesem Tag sind die ansehnlichen und in manchen Zellen dicht gedrängten Tropfen ausserordentlich augenfällig (dies gilt nur für die gefärbten Schnitte, unbehandelte sind farblos) und heben die Eigenart dieser

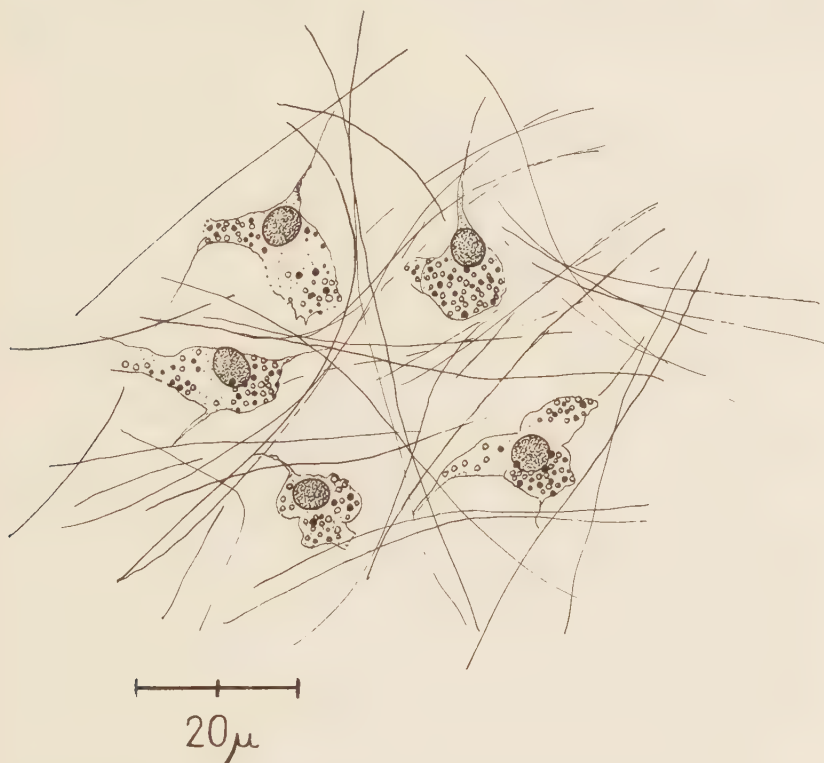


FIG. 31.

Fibroblasten des Schnabelwulsts mit Fettvakuolen. Proximal, zentral.
7. peTag. Kollagene Fasern nur angedeutet.

transitorischen Gewebeform noch einmal deutlich hervor (Abb. 31). Der Fettgehalt bleibt konstant bis der Abbau beginnt. In der genannten Umwandlungszone vollzieht sich eine rückläufige Entwicklung. Die Tröpfchen werden wieder zu feinsten Körnchen und schwinden schliesslich ganz. Jenseits der Umwandlungszone ist das Gewebe frei von Fett.

Ausserdem zeigen die Sudanpräparate, dass die gewöhnlichen Fibroblasten im angrenzenden Gewebe ebenfalls Spuren von Fett

in ähnlicher Verteilung enthalten können. (Generelle Eigenschaft der Fibroblasten.) Aus solchen Zellen entwickeln sich wohl die am 15. peTag in der Basis vereinzelt oder in kleinen Gruppen auftretenden plurivakuolären Fettzellen mit zahlreichen grösseren und kleineren Vakuolen und mehrfach eingedellten Kernen.

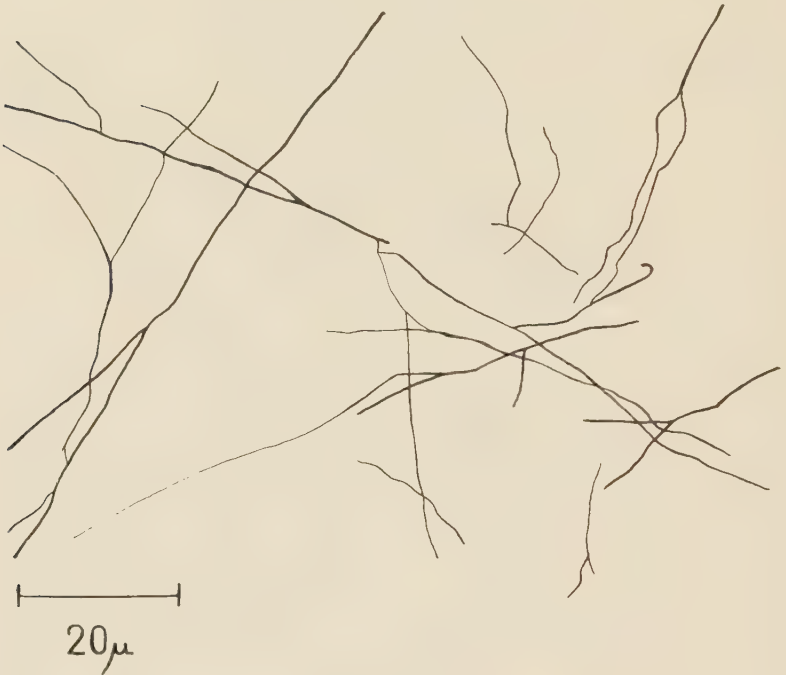


FIG. 32.

Elastische Fasern im Bindegewebe des Schnabelwulsts, zentral. 8. peTag.

Im Schnabelwulst der Kohlmeise und der Amsel konnte das Vorkommen von Fett in ähnlicher Form, aber in viel geringerem Masse festgestellt werden. Die mit wenig kleinen, locker gelagerten Fettröpfchen versehenen Fibroblasten liegen bei der Kohlmeise vor allem peripher, bei der Amsel nur zentral im Schnabelwulst. Der Schnabelwulst von Teichrohrsänger, Rabenkrähe, Dohle und Wiedehopf enthält kein Fett. Eine Bemerkung zur möglichen Funktion dieser Fettröpfchen findet sich bei der Erörterung der Funktion des Faserfilzes.

6. Die elastischen Fasern.

Am Schlüpftag können im basalen Teil des Schnabelwulsts einzelne elastische Fasern erkannt werden. Im eigentlichen Wulst lassen sie sich zu diesem Zeitpunkt noch nicht mit Sicherheit von den kollagenen unterscheiden. Dies ist hier erst am 3. peTag

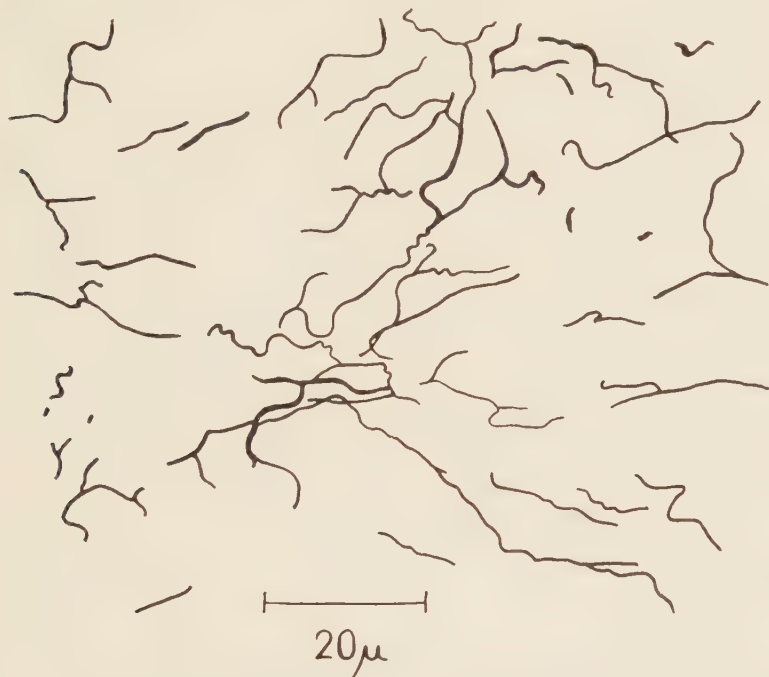


FIG. 33.

Elastische Fasern im Bindegewebe des Schnabelwulsts, distal, zentral. 15. peTag.

möglich. An diesem Tag bietet sich bereits in allen Teilen das für die Entwicklung bis zum 8. peTag typische Bild. Die elastischen Fasern der Basis zeigen durchaus das für die gewöhnliche Unterhaut bezeichnende Verhalten (GRESCHIK 1915, LANGE 1931). Sie sind $\pm$ kräftig, werden etwas stärker bis zum 8. peTag und rücken im Verlauf der Reduktion gemeinsam mit den kollagenen Fasern in der geschilderten Weise zusammen. Die elastischen Fasern des Wulsts durchziehen das Gewebe in der Form eines feinen, weitmaschigen, straff gespannten Netzes, das im ganzen Wulst sehr

gleichmässig gebaut ist. Die Maschen halten im allgemeinen die im kollagenen Filz vorherrschende Faserrichtung ein. Bisweilen zeigen sie aber eine relative Unabhängigkeit. Eine geringe Kaliberzunahme der Fasern und eine Erweiterung der Netzmaschen führen zum Zustand am 8. peTag (Abb. 32). (Diese und die folgenden

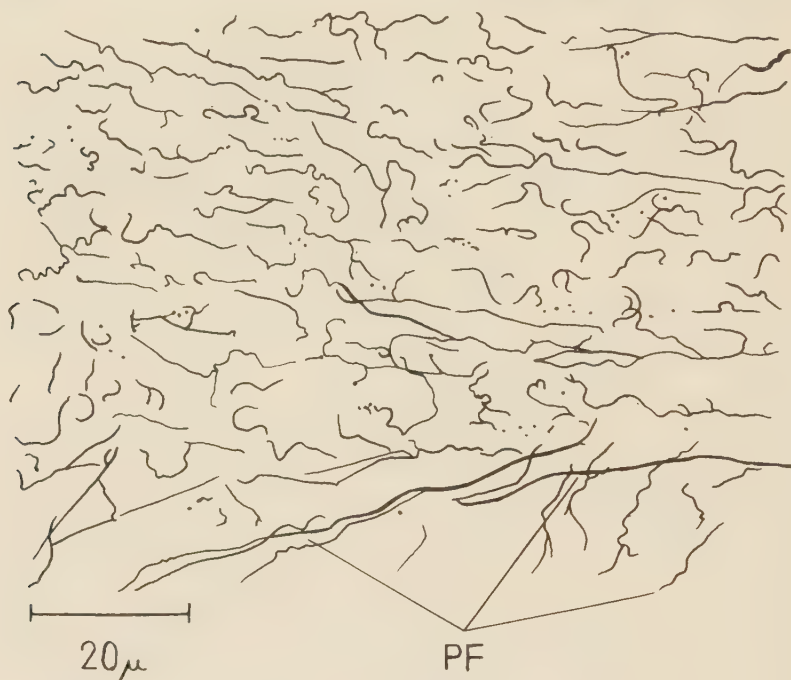


FIG. 34.

Elastische Fasern im Bindegewebe des Schnabelwulsts. 16. peTag. PF dicht unter dem Epithel gelegene Fasern, die der Rückbildung nicht anheimfallen.

Abb. 33—36 geben den Abb. 15, 19, 20, 22 und 23 entsprechende Gewebeausschnitte wieder. Sie können mit ihnen verglichen und gewissermassen in sie hineinprojiziert werden.) Von einer weiteren leichten Kaliberzunahme abgesehen, bleibt dieser Zustand unverändert bis die Rückbildung einsetzt. Die Rückbildung verläuft nicht synchron mit der der kollagenen Fasern. Sie vollzieht sich später. Sie hat aber gleichfalls eine $\pm$ vollständige Auflösung und anschliessende Neuorganisation der Fasern zur Folge. Die ersten Umwandlungsvorgänge und die damit verbundene Schrumpfung

des Schnabelwulsts bewirken eine Entspannung des elastischen Netzes. Die Fasern zeigen danach einen geschlängelten Verlauf (Abb. 33). Im abgeflachten Wulst des 16. peTags sind die Fasern stark zusammengedrängt. Der geringere Faserdurchmesser lässt auf die im Gange befindliche Auflösung schliessen (Abb. 34). Die



FIG. 35.

Anhäufung von elastischen Fasern am distalen Rand des in Rückbildung begriffenen Schnabelwulsts. 20. peTag.

Regel, dass die dicht unter dem Epithel gelegenen Fasern persistieren, gilt auch hier. Solche Fasern sind am unteren Rand der Abb. 34 zu sehen. Mit dem Rückzug der distalen Wulstpartie kommt es bis zum 20. peTag am distalen Rand zu einer $\pm$ umfangreichen Anhäufung von dicht geknäuelten und nunmehr äusserst dünnen Fasern (Abb. 35). Die rasche Auflösung dieser Haufen bis zum 22. peTag ist wohl die Regel. Die individuellen Unterschiede sind hier aber beträchtlich. Der Umfang dieser Fasermassen ist grossen Schwankungen unterworfen, und unaufgelöste Reste können noch bis am 30. peTag beobachtet werden. Im Laufe der

definitiven Gestaltung der Mundwinkelfalte tauchen zwischen den kollagenen Bündeln neue elastische Fasern auf, die nach Zahl und Anordnung mit denen im gewöhnlichen Unterhautbindegewebe übereinstimmen. Sie sind proximal ziemlich kräftig, distal aber zart und geringer an Zahl (Abb. 36).



FIG. 36.
Elastische Fasern im distalen Rand der definitiven Mundwinkelfalte.
Juveniler Star.

7. Das gelbe Pigment.

Zur Untersuchung des gelben Pigments des Schnabelwulsts stellte ich Gefrierschnitte durch den frischen Oberschnabelwulst eines 9 Tage alten Staren her. Beim Präparieren des Gewebes sieht man schon von blossen Auge, dass die gelbe Farbe streng auf das Epithel beschränkt ist, während sich das darunterliegende Bindegewebe schneeweiss darbietet. Wie wir bereits vom lebenden Vogel wissen, ist die Farbe nahe der Mundhöhle am intensivsten. Nach aussen nimmt ihre Intensität allmählich ab, und schliesslich verliert sie sich am Wulstrande ganz. Die dem Körper zugewandte Seite ist ± farblos.

Zur mikroskopischen Betrachtung verwandte ich etwa 20 μ dicke Gefrierschnitte, die ungefärbt in Wasser untersucht wurden. Sie bestätigten den makroskopischen Befund: Der Farbstoff findet sich nur im Epithel, welches sich scharf vom glasklaren Bindegewebe abhebt. Die Löslichkeit des Farbstoffs in Äther und Chloroform und seine Blaufärbung bei Zusatz von konzentrierter Schwefelsäure stellen ihn in die Reihe der Carotinoide (Lipochrome, Fettfarbstoffe). Da die Carotinoide im Körper der höheren Wirbeltiere immer in Lipoiden oder Fetten gelöst vorkommen, ist es möglich, ihre Verteilung mit Hilfe von fettfärbenden Substanzen deutlicher zu machen. Ich gebrauchte dazu Sudanschwarz B, das auch die kleinsten Fetttropfchen scharf zur Darstellung bringt. So gefärbte Schnitte führte ich in Glyceringelatine über. Diese Methode leistete indessen nicht mehr als die Betrachtung frischer, ungefärbter Schnitte in Wasser.

SCHMIDT (1918) hat die Verteilung der gelben Färbung im Epithel der Mundhöhle und des Schnabelwulsts der Amsel eingehend untersucht und in Abbildungen dargestellt, sodass ich mich bei der Beschreibung der Verhältnisse beim Star, die nur in Einzelheiten von denen der Amsel abweichen, kurz fassen kann. Das gelbe Carotinoid ist an kleine Fetttropfchen gebunden, die im Plasma der Epithelzellen liegen. Der Kern bleibt stets frei von ihnen. Beim Star findet sich der Farbstoff in allen Epithelzellen von der Mundhöhle bis zum Rande des Schnabelwulsts. Am stärksten gehäuft treten die Fetttropfchen in der mächtigen Epithellage auf, die den Übergang des Mundhöhlenepithels zur Epidermis der Körperoberfläche vermittelt, und die durch das Eindringen kleiner Bindegewebspapillen in die basale Epithelschicht gekennzeichnet ist. Hier sind die basalen Zylinderzellen ausserordentlich dicht mit Tropfen bepackt, die alle Ausmasse von winzigsten Körnchen bis zu Kugeln, die etwa einen Drittel der Kerngrösse erreichen, annehmen können, sodass die Kerne und Zellgrenzen vollkommen verdeckt werden. Nach oben nimmt die Zahl und Grösse der Tropfen stetig ab, und die Umrisse der Zellen lassen sich mehr und mehr erkennen. Noch in der mittleren Schicht der polyedrischen Zellen finden sich Tröpfchen von etwa einem Fünftel der Kerngrösse. In den abgeplatteten, oberflächlichen Zellen aber sind meist nur noch feinste Gebilde zu sehen. Die Tröpfchen erfüllen die ganze Zelle, sind aber in der Regel um den Kern besonders dicht

geschart, oft stärker an seiner dem Bindegewebe zugekehrten Seite, so eine basalwärts gerichtete Kappe bildend. Bei den verhornenden Zellen finden sich die Fettröpfchen im unverhornten Binnenraum der Zelle, während bei den vollständig verhornten und abschuppenden Zellen keine Tröpfchen mehr sichtbar sind. Bei diesen letzteren, die schon dem blossen Auge gelb erscheinen, ist wohl die Hornmasse homogen vom Farbstoff durchtränkt.

Nicht nur von der Basis zur Oberfläche, sondern auch mit wachsender Entfernung von der Mundhöhle nimmt die Zahl und Grösse der Tropfen in den Epidermiszellen stetig ab. Das Verhältnis der Tropfen zueinander bleibt aber gewahrt. Immer finden sich in den basalen Zellen die meisten und grössten Tropfen. In den Zellen am Rand des Schnabelwulsts lassen sich nurmehr kleinste Tropfen nachweisen, mit Ausnahme der basalen Zellagen, wo vereinzelt auch etwas grössere vorkommen. Auch hier sind die Tröpfchen mehrheitlich basal vom Kern gruppiert und vermindern sich an Zahl nach der Oberfläche zu. Vom Wulstrand an geht nun die Zahl der Tröpfchen rasch zurück, bald bleiben sie auf die basalen Zellen beschränkt und fehlen schliesslich ganz. Die Epidermis des Schnabelwulsts nahe dem Übergang in die typische Körperhaut ist frei von Farbstoff.

Die Anordnung des Pigments bei der Kohlmeise, die ich in gleicher Weise geprüft habe, ist ausserordentlich ähnlich wie beim Star, und die beiden Arten sind in dieser Beziehung bei der ersten Betrachtung kaum zu unterscheiden. Die Differenz besteht vor allem darin, dass bei der Kohlmeise die grösste Dichte des Farbstoffs nicht in Mundnähe, sondern in der Mitte zwischen Mundhöhle und Wulstrand angetroffen wird und dass der Farbstoff nicht in den basalen Zellen überwiegt, sondern ziemlich regelmässig auf alle Schichten verteilt ist. Allgemein sind die Zellen etwas stärker mit Fetttropfen erfüllt.

Die Ergebnisse bei Amsel, Star und Kohlmeise und Beobachtungen an mit Sudan gefärbten Gefrierschnitten von älterem Formolmaterial von Dohle und Teichrohrsänger (das nur noch die allgemeine Verteilung des Pigments, aber nicht mehr die Einzelheiten erkennen lässt) deuten auf eine weitgehende Gleichförmigkeit der histologischen Grundlage dieses bei Singvögeln verbreiteten Färbungsmerkmals. Im Epithel des Schnabelwulsts der Rabenkrähe, der Elster und des Wiedehopf kommt kein Carotinoid vor.

Wie bereits oben erwähnt, werden die Carotinoide im Vogelkörper nicht synthetisiert, sondern höchstens umgewandelt und müssen mit der Nahrung aufgenommen werden. PALMER (1919, zitiert nach STRESEMANN 1927) hat nachgewiesen, dass die am Ende der eZeit in den Hautteilen von Jungvögeln erscheinenden Carotinoide aus dem an solchen Farbstoffen reichen Dotter stammen.

Durch Carotinoide gefärbte Hautteile sind in der Klasse der Vögel eine sehr allgemeine Erscheinung. Das ganze Körperepithel (einschliesslich des Epithels der Mund- und Rachenschleimhaut, Ektoderm!) besitzt die Potenz, Carotinoide einzulagern. Als Beispiel sei der Nestling des Gartenrotschwanzes genannt. Er ist am ganzen Körper gelb gefärbt. Die Körperfarbe wird von der Rachenfarbe nur wenig an Intensität übertroffen.

8. Die Lamellenkörperchen.

Die Lamellenkörperchen sind im ganzen Vogelkörper verbreitet. Nach VON BUDDENBROCK (1952) darf mit Sicherheit behauptet werden, dass sie speziell der Druckwahrnehmung dienen. „In der Haut existiert keine Stelle, welche derselben ganz entbehrt“ (MERKEL 1880). Überaus reichlich finden sie sich zum Beispiel in der Zunge der Spechte, im Schnabel der Enten, Schnepfen und Papageien, am Grunde der Tastfedern (Schnabelborsten) der Eulen und Singvögel und regelmässig an den Federbälgen und zwischen den Federmuskeln der Konturfedern. Sie fehlen aber auch nicht an der Fusssohle, in der Bürzeldrüse, im Augenlid, in der Kloakenschleimhaut (Schrifttum gesammelt durch PORTMANN 1950). In geringer Zahl kommen sie auch in nackten Hautlappen wie im Kamm (CHAMPY und KRITCH 1926) und in den Wangenlappen des Haushuhns (eigene Beobachtung, weisse Leghornrasse), im Stirnanhang des Truthuhns (SCHNEIDER 1931) sowie im Schnabelwulst vor.

Quantitative Angaben verdanken wir KROGIS (1931). Sie untersuchte die Schnäbel mehrerer Entenarten und fand beispielsweise bei der Stockente am vorderen Rande des Oberschnabels (wo sie am häufigsten sind) im 1 mm² der Wachshaut 89—106 in mehreren Schichten übereinanderliegende HERBSTSche Körperchen. Dagegen sind die im Schnabelwulst ermittelten Zahlen bescheiden. So fan-

den sich bei einem Star vom 8. peTag in einem Abschnitt von 0,72 mm (zusammenhängende Serie von 90 8 μ -dicken Querschnitten) 3 HERBSTSche Körperchen; bei Staren vom 11., 13. und 15. peTag in Abschnitten von 0,86 mm (108 Schnitte), 0,91 mm (114 Schnitte) und 0,94 mm (118 Schnitte) 0,4 beziehungsweise 5 HERBSTSche Körperchen. In weiter fortgeschrittenen Abbau-stadien erscheinen sie infolge der Schrumpfung natürlich häufiger im Schnitt. Wie erwähnt, bleiben sie bei der Umwandlung unversehrt. Sie werden nur in proximaler Richtung verlagert. In der definitiven Mundwinkelfalte eines juvenilen Stars zählte ich in einem Abschnitt von 0,96 mm (120 Schnitte) 9 HERBSTSche Körperchen.

Es sind typische HERBSTSche Körperchen, wie sie in der Literatur vielfach beschrieben sind. Sie sind länglich eiförmig und bestehen aus einem langgestreckten, aus einer Doppelreihe von Zellen gebildeten Innenkolben, der einen starken axialen Nerv umschliesst und von einem zweiten, schwächeren umspunnen wird, und einer Hülle von zahlreichen, zwiebelschalenartig geschichteten, bindegewebigen Lamellen. Für die Einzelheiten des Baus und für die Entwicklung muss auf das Schrifttum verwiesen werden. Man trifft sie immer einzeln, häufiger proximal im Wulst, meist unweit des Epithels und mit der Längsachse stets $\pm$ parallel dazu gelagert. Ihre Grösse schwankt in kleinen Grenzen. Am 8. peTag, wenn der Schnabelwulst seine Funktion bereits im wesentlichen erfüllt hat, sind sie noch sehr wenig differenziert. Die später $\pm$ straff gruppierten Zellen des Innenkolbens liegen noch sehr locker und die Lamellen sind noch kaum ausgebildet. Zu diesem Zeitpunkt messen sie etwa $96-150 \times 40-48 \mu$. Ihr langsames, stetiges Wachstum findet erst nach dem Ausgang der Präjuvenilzeit seinen Abschluss. Die Masse der voll ausgebildeten HERBSTSchen Körperchen betragen etwa $156-192 \times 72-96 \mu$. Bei Nestflüchtern besitzen die HERBSTSchen Körperchen am Schlüpftag bereits den Ausbildungsgrad, den sie beim Star erst am Ende der Nestlingszeit erreichen. (KROGIS 1931: domestizierte Stockente; SCHILDMACHER 1931: Haushuhn; eigene Beobachtung: Kiebitz, Mundwinkelfalte.) Bei den andern untersuchten Nesthockern sind die Verhältnisse ähnlich wie beim Star.

Im Bereich der Mundschleimhaut werden die HERBSTSchen Körperchen durch kleinere Lamellenkörperchen vertreten. Man

findet sie etwa in doppelter Zahl, oft zu zweien oder zu dreien. Sie haben meist eine gewundene Gestalt und nur wenige Bindegewebslamellen und liegen dicht unter dem Epithel (VATER-PACINISCHE Körperchen, BOTEZAT 1906).

Prüfungen an anderen Arten lassen vermuten, dass sich die Singvögel in Bezug auf die HERBSTSchen Körperchen im Schnabelwulst sehr gleichartig verhalten. Vereinzelte HERBSTSche Körperchen in ähnlicher Zahl wie beim Star fanden sich bei: Mehlschwalbe, Amsel, Weisse Bachstelze, Kleiber, Kohlmeise, Buchfink, Rohrammer, Haussperling, Feldsperling, Rabenkrähe und Elster. MACA (1926) beobachtete sie ferner beim Mauerläufer und Eichelhäher. Die grösste Zahl ermittelte ich bei einem Haussperling (ca. 10. peTag). Er besass in einem Abschnitt von ca. 2 mm (248 Querschnitte von $8\ \mu$) 18 HERBSTSche Körperchen. Negative Ergebnisse lieferten: Teichrohrsänger, Gartenrotschwanz, Neuntöter, ein nicht näher bestimmter *Icteride* aus Peru und die Dohle. Umfangreichere Schnittserien hätten aber wohl auch bei diesen Arten HERBSTSche Körperchen zutagegefördert. CHUN (1904) bezeugt das Fehlen von Tastkörperchen in den Reflexionsperlen des Prachtfinken *Poephila Gouldiae*.

Im Schnabelwulst von Blauracke und Wiedehopf, der dem der Singvögel sehr ähnlich gebaut ist, scheinen die HERBSTSchen Körperchen ebenfalls zu fehlen oder sehr spärlich vorzukommen: Die Durchsicht eines Abschnitts von ca. 1 mm ergab bei beiden Arten ein negatives Resultat (Blauracke, Schlüpftag, 126 Querschnitte von $8\ \mu$; Wiedehopf, ca. 6. peTag, 132 Querschnitte von $8\ \mu$). Gleiches gilt für die Knötchen am Grund des Unterschnabels der Spechte. Bei der Prüfung einer lückenlosen Querschnittserie durch ein solches Knötchen kam beim Wendehals (ca. 9. peTag, 280 Schnitte von $8\ \mu$) 1 HERBSTSches Körperchen, beim Grauspecht (ca. 14. peTag, 342 Schnitte von $8\ \mu$) keines zum Vorschein. SCHILDMACHER (1931) fand gleichfalls kein Herbstsches Körperchen im Wulst des grossen Buntspechts. An einem ca. 8 Tage alten Nestling des Mauerseglers (der auf direktem Wege seine grosse, für viele Luftjäger typische Mundwinkelhaut aufbaut — und eigentlich nicht in diese Reihe gehört) fand ich in einem Abschnitt von ca. 1 mm der Mundwinkelhaut (139 Querschnitte von $8\ \mu$) 8 HERBSTSche Körperchen. Zum Vergleich seien noch die in der Mundwinkelfalte eines Nestflüchters festgestellten Zahlen mitge-

teilt: Kiebitz (Schlüpftag, 101 Querschnitte von 8-10 μ), Falte des Oberschnabels 24 HERBSTsche Körperchen, Falte des Unterschnabels 2 HERBSTsche Körperchen.

Zusammenfassend kann für die transitorischen Hautgebilde in den Schnabelwinkeln von Nesthockern verschiedener Ordnungen gesagt werden, dass die in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft, im Mund und in der angrenzenden befiederten Körperhaut, beim Wiedehopf und beim Grauspecht (und vielleicht auch bei anderen Arten ?) auch in der Nähe der Kieferknochen stets relativ häufigen Lamellenkörperchen nicht oder nur in sehr geringer Zahl in sie eindringen und an ihrem Aufbau teilhaben.

Das spärliche Vorkommen oder Fehlen von Tastkörperchen in den Schnabelwülsten spricht nicht gegen eine allfällige Tastfunktion dieser Organe. Als Rezeptoren von Berührungsreizen können entweder die zahlreichen Tastkörperchen in den unmittelbar angrenzenden Körperteilen angenommen werden. Dann würde der Schnabelwulst ähnlich wie die Schnabelborsten als Überträger der Berührungsreize dienen. Oder aber es können die freien Nervenendigungen im Epithel für eine besondere Tastempfindlichkeit verantwortlich gemacht werden. Diese zweite Auffassung ist wahrscheinlicher. Ihr stellen sich nach den Angaben von SCHARTAU (1938) keine Schwierigkeiten entgegen. Er fand zwischen den basalen Epithelzellen der Vogelhaut ein dichtes Netz sensibler Fasern, das die Haut zu einem empfindlichen Sinnesorgan ausgestaltet. Dem Schnabelwulst der Sperlingsvögel und des Wiedehopfs kommt keine besondere Tastfunktion zu. Er ist durch eine auffällige Farbe gekennzeichnet und trägt zur visuellen Gestaltung der Mundregion bei. Der Schnabelwulst der Blauracke und die Knötchen der Spechte sind aber hervorragende Tastorgane, deren Berührung einen Reflex auslöst, der darin besteht, dass die Nestlinge nach der Ursache des Reizes schnappen (HEINROTH 1924, BUSSMANN 1944, 1946, SUTTER 1941, eigene Beobachtungen). Dieser Schnappreflex muss als Hautreflex angesehen werden. Die Rezeptoren sind in den freien Nervenendigungen des Epithels zu suchen. BUSSMANN (1944) schreibt, dass beim Grauspecht mit der Rückbildung des Tastwulsts (17./18. peTag) die Empfindlichkeit verloren geht. Vom Tastwulst des Grossen Buntspechts schreibt derselbe Autor (1946): „Am 23. peTag ist er nur noch als dünne, runzlige Warze zu erkennen, bei deren Berührung keine Reaktion

mehr erfolgt.“ Nicht die anatomische Untersuchung, sondern allein das Experiment kann in der Frage nach der Funktion dieser verschiedenen Hautgebilde zu einer endgültigen Lösung führen.

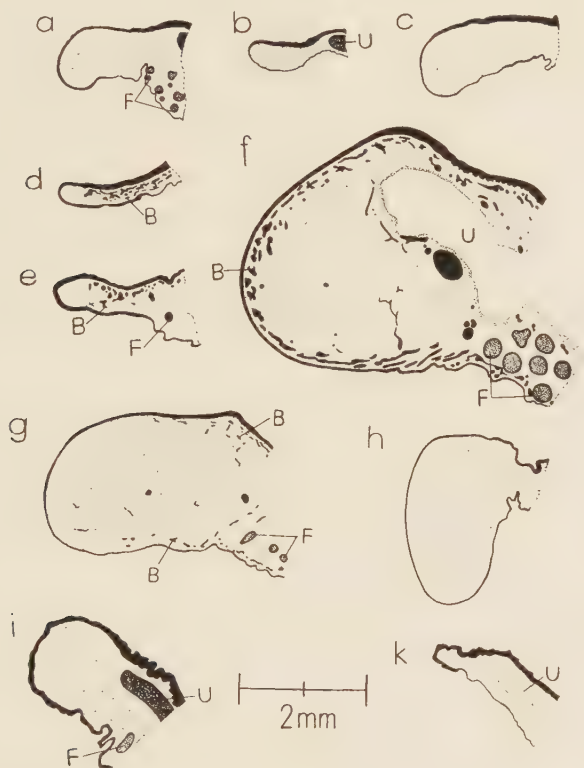


FIG. 37.

Querschnitte durch den Schnabelwulst des Unterschnabels von a Mehl-
schwalbe, b Weisse Bachstelze, c Kleiber, d Buchfink, e Rohrammer, f Raben-
krähe, g Dohle, h Wiedehopf, i Grauspecht (Nestling) k Grauspecht (adult).
B Blutgefässe, F Federanlagen, U Unterkiefer (bei f und k wegpräpariert).

9. Vergleich mit den andern untersuchten Arten und Erörterung der Funktion des Faserfilzes.

Mit Ausnahme mancher *Corviden* stimmt der Schnabelwulst aller von mir untersuchten Singvogelarten (siehe die oben aufgeführte Liste) mit dem des Stars in den wesentlichen Merkmalen überein (Abb. 37). Bei allen findet sich ein $\pm$ dicht und fein gewobener Faserfilz als bindegewebige Grundlage und ein besonders

im Übergang zur Mundhöhle lipochromatisch gefärbtes Epithel. (Die letztere Aussage ist allerdings nur für die unter „Pigment“ genannten Arten einwandfrei nachgewiesen. Das Urteil über die andern Arten stützt sich auf die äusserliche Betrachtung von lebenden Nestlingen [vgl. auch HEINROTH 1924 und Handbook of British birds 1938]. Die Nestlinge des Mauerläufers und des *Icteriden* kamen in fixiertem Zustand in meine Hände und erlaubten kein Urteil mehr.) In Bezug auf die Auf- und Abbauvorgänge darf der Schnabelwulst des Stars mit grosser Wahrscheinlichkeit als repräsentativ für diese Arten angesehen werden. Variationen in der äusseren Erscheinung beziehen sich vor allem auf den Ton und die Intensität der lipochromatischen Färbung und auf die Grösse. Als Regel gilt, dass sich der Schnabelwulst durch eine hellere Farbe von der Rachenfarbe abhebt. Relativ stark ausgebildet ist er vor allem bei Höhlenbrütern wie Kleiber, Meisen, Haus- und Feldsperling, Star und Dohle. Abweichungen im histologischen Bau sind neben den in den vorangehenden Abschnitten bereits erwähnten folgende: Im Faserfilz der Kohlmeise sind in verschiedenen Richtungen sich erstreckende, schlanke Bündel von glatten Muskelfasern eingeschlossen. Bei der Rohrammer und beim Buchfink zeigt nur die distale Partie des Wulsts mit den andern Arten übereinstimmende Verhältnisse. Die dem Rot des Rachens wohl aller *Fringilliden* zugrundeliegenden stark erweiterten Kapillaren und Venen (einfaches Endothel) der Mundschleimhaut dringen bei diesen Arten bis in die Basis ein und verleihen auch ihr eine rötliche Farbe (Abb. 37, *d* und *e*)¹.

Einfacher und wie mir scheint ursprünglicher gebaut ist der Schnabelwulst der Rabenkrähe, der Elster und auch des Eichelhäfers (MACA 1926). Er ist verhältnismässig klein und von gewöhnlicher Fleischfarbe. Im histologischen Bau weicht er nur wenig von der Körperhaut ab. Der für die andern Formen charakteristische Faserfilz fehlt. Die zwischen den locker verteilten Faserbündeln überaus reichlich eingelagerte Gewebsflüssigkeit ist wohl allein

¹ Den Rachenfarben galt in dieser Arbeit keine besondere Aufmerksamkeit. Die Mehrzahl der roten Rachenfarben (*Fringilliden*, Sperlinge, *Corviden*, Wiedehopf) dürfte in einer starken Vaskularisierung der Schleimhaut begründet sein. Beim Sperren findet wohl ein Blutandrang statt. Eine Kombination von lipochromatisch gefärbtem Epithel und dichtem Gefässnetz, wie sie z.B. in den „Rosen“ des Auerhahns vorkommt, ist aber ebenfalls in Betracht zu ziehen (Kuckuck?).

für die Volumvergrößerung verantwortlich. Das Epithel besitzt kein Carotinoid. Die Epidermiszellen des Schnabelwulsts der Rabenkrähe sind gleich wie die der Körperepidermis mit Melaninkörnchen beladen. Die wohl allen nackten Nesthockern eigene Gefässchicht an der Oberfläche der Körperhaut setzt sich ohne Unterbruch über den ganzen Wulst fort (*f*)¹. Dagegen besitzt die Dohle (Höhlenbrüter!) einen mächtigen, die Gefässchicht durchbrechenden Faserfilz und ein lipochromatisch pigmentiertes Epithel (*g*).

Der grosse, weisse Schnabelwulst des Wiedehopfs besteht aus einem an den der Singvögel erinnernden Faserfilz, der von einem besonders dünnen, pigmentfreien Epithel überzogen ist (*h*). Der unscheinbare Schnabelwulst der Blauracke gleicht in allen Teilen dem der Rabenkrähe. Ähnlich wie der Schnabelwulst der genannten Corviden verdanken die hell fleischfarbenen, unpigmentierten Knötchen der Spechte allein der vorübergehend vermehrten Gewebsflüssigkeit ihre pralle Fülle (*i*). Auch hier scheinen keine transitorischen Fasern ausgebildet zu werden. Die Reduktion des Bindegewebes dürfte also ein reiner Schrumpfungsvorgang sein (*k*).

Diese Beobachtungen zeigen, dass transitorische Hautgebilde von ansehnlichem Ausmass auch ohne Mithilfe von Bindegewebsfasern aufgebaut werden können. Diese Feststellung wird durch die von CHAMPY und KRITCH (1926) am Hühnerkamm erhobenen Befunde bestärkt. Die Autoren fanden, dass das Anschwellen und Abschwellen des Hennenkamms am Anfang und am Ende der Legeperiode (und das Abschwellen des Hahnenkamms nach Kastration) ebenfalls lediglich auf einer Zunahme beziehungsweise Abnahme von flüssiger Interzellulärsubstanz in der von den Autoren „tissu muco-élastique“ genannten Gewebeschicht beruht, die sich zwischen dem fettreichen Subcutangewebe und der oberflächlichen, das dichte Gefässnetz führenden Coriumschicht befindet. Dieses Zwischengewebe gleicht bei der Henne in der Ruheperiode und beim kastrierten Hahn dem gewöhnlichen Unterhautbindegewebe. Umgekehrt ist dieses Zwischengewebe in geschwelltem Zustand dem

¹ Diese starke Vaskularisierung der Körperhaut nackter Nesthockerungen steht wohl im Dienste der Thermoregulation. Sie schwindet mit eintretender Befiederung. Ich fand sie auch in der Haut vom Kinn bei Teichrohrsänger, Amsel, Kohlmeise, Buchfink, Feldsperling und Star. Die Gefässe sind wie jene, welche die Rachenfarbe der genannten *Fringilliden* hervorrufen, als stark erweiterte Kapillaren und Venen anzusprechen. MACA (1926) schreibt, dass die Gefässchicht im Schnabelwulst des Eichelhäfers mit der in der Halshaut des Nackthalshuhnes übereinstimmt.

Bindegewebe im Schnabelwulst der genannten *Corviden* und der Spechte ausserordentlich ähnlich (eigene Beobachtung; vgl. auch FREUND 1926). Der Faserfilz findet sich nur in Schnabelwülsten, die visuell ausgezeichnet sind. Es ist bemerkenswert, dass er in den nur fleischfarbenen Wülsten fehlt. Neben der elementaren Stützfunktion kommt ihm in hohem Masse auch eine visuelle Funktion zu. Er ist eine Weiss erzeugende Struktur. Die satten und leuchtenden Farben im Tier- und Pflanzenreich kommen häufig dadurch zustande, dass die Farbe auf eine dünne, oberflächliche Schicht beschränkt ist und von einem Reflektor unterlagert wird, der das Licht zurückwirft. Dies ist auch beim Schnabelwulst der Fall. Das gelbe Pigment liegt im Epithel. Der Reflektor besteht aus dem dicht gewobenen, in frischem Zustand schneeweissen, kollagenen Faserfilz. (Das an kollagenen Fasern reiche Bindegewebe wird von den Anatomen auch „weisses Bindegewebe“ genannt. Bekannt ist die Reflektorfunktion des aus solchem Bindegewebe aufgebauten Tapetum fibrosum des Augenhintergrundes mancher Säuger.) Einer ähnlichen Disposition verdanken zum Beispiel die gelben Flecke des Feuersalamanders oder die Blumenfarben ihre hohe Leuchtkraft. Beim Feuersalamander liegen die Lipophoren in der Epidermis über einer dichten Lage von Guanophoren in der Lederhaut, die ähnlich den Guanophoren der sogenannten Silberschicht in der Bauchhaut der Fische eine starke Reflektorwirkung erzielen (BALLOWITZ 1931). Entsprechend ist bei den Blumen die Farbe in den Epidermiszellen enthalten. Die Spiegelwirkung wird durch Lufteinschlüsse im Parenchym hervorgebracht. Fehlt die oberflächliche Farbschicht, so kommt durch den Reflektor allein ein strahlendes Weiss zustande. Dies gilt für den Schnabelwulst des Wiedehopfs. Damit in Korrelation steht die Dünne seines Epithels. In gleicher Weise entsteht das Weiss der Wangenlappen des Huhns und des Stirnschildes des Blässhuhns. Es ist denkbar, dass die in den Fibroblasten des Schnabelwulsts des Stars eingeschlossenen, mikroskopisch kleinen Fettröpfchen (vgl. Milch) die Reflektorwirkung noch erhöhen.

10. Schlussbemerkung

Wenn wir uns abschliessend fragen, welche Eigenschaften den Schnabelwulst der Mehrzahl der Singvögel charakterisieren, so ist

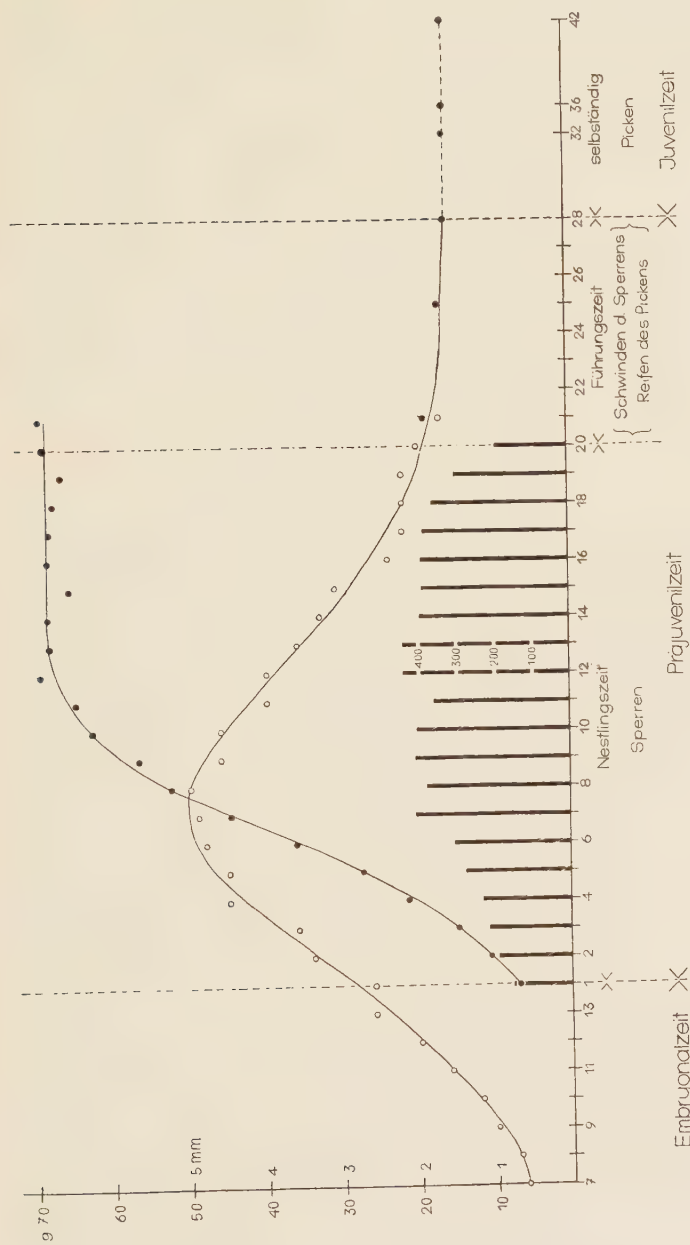


Fig. 38.

Star. Breite des Schnabelwulsts in mm. Gewicht in g. Die Masse nach dem 21. p/Tag (Ausfliegen) wurden an im Laboratorium gehaltenen Staren genommen. Die Säulen stellen die Fütterungsfrequenz bei einer Brut von 5 Nestlingen nach unveröffentlichten Zahlen von J. Bussmann, Hitzkirch, dar.

es zweifellos seine Grösse und die durch Einlagerung besonders strukturierter Bindegewebssubstanz und durch ein lipochromatisch gefärbtes Epithel herbeigeführte Farbe, mit andern Worten seine Augenfälligkeit, seine visuelle Gestaltung. Der Schnabelwulst des Wiedehopfs schliesst sich eng an dieses bei den Singvögeln verbreitete Prinzip an. Die Ausbildung der Gefässe und Nerven scheint höchstens insoweit gesteigert, als das transitorische Gewebe ernährt und mit Nerven versorgt werden muss. Die Beschickung mit Tastkörperchen scheint von Anfang an auf den Endzustand der definitiven Mundwinkelfalte abgestimmt zu sein. Die Reduktion betrifft in erster Linie die genannten charakteristischen Merkmale. Nach der Reduktion ist die Mundwinkelfalte des Stars der des Kiebitz bis in die Einzelheiten ähnlich.

II. DISKUSSION

1. Aufbau und Rückbildung des Schnabelwulsts, bezogen auf das Verhalten des Nestlings und die Bedingungen der Präjuvenilzeit.

Die zeitliche Koinzidenz des vollständigen Abbaus des Schnabelwulsts mit dem Ausgang der abhängigen Jugendphase ist auffällig. Es zeigt sich, dass der Schnabelwulst streng auf die 4 Wochen dauernde Präjuvenilzeit beschränkt ist. Er hat keine Beziehung zur Gestalt oder Lebensweise des ausgewachsenen Vogels und erweist sich somit als typisches transitorisches Jugendorgan (PORTMANN 1938). Seine Rolle als Hilfsorgan der Ernährung tritt klar zutage, wenn wir ihn zum Verhalten des heranwachsenden Nestlings und zu den besonderen Bedingungen dieser Periode in Beziehung setzen (Abb. 38).

Entsprechende Untersuchungen an der Kohlmeise (Abb. 39) und an einem geringeren Zahlenmaterial ermittelte Befunde bei Teichrohrsänger und Amsel (Abb. 40) legen nahe, dass das hier für den Star Gesagte für alle Sperlingsvögel weitgehende Gültigkeit besitzt (vgl. NICE 1943, 2. bis 5. Kapitel; KOENIG 1951). Die Ergebnisse der brutbiologischen Untersuchungen von BUSSMANN (1940 und 1943) am Gartenrötel und am Kleiber, von PORTMANN (1938) an der Rabenkrähe, von SCHIFFERLI und LANG (1940) an der Alpenkrähe und auch die Beobachtungen von BUSSMANN (1950)

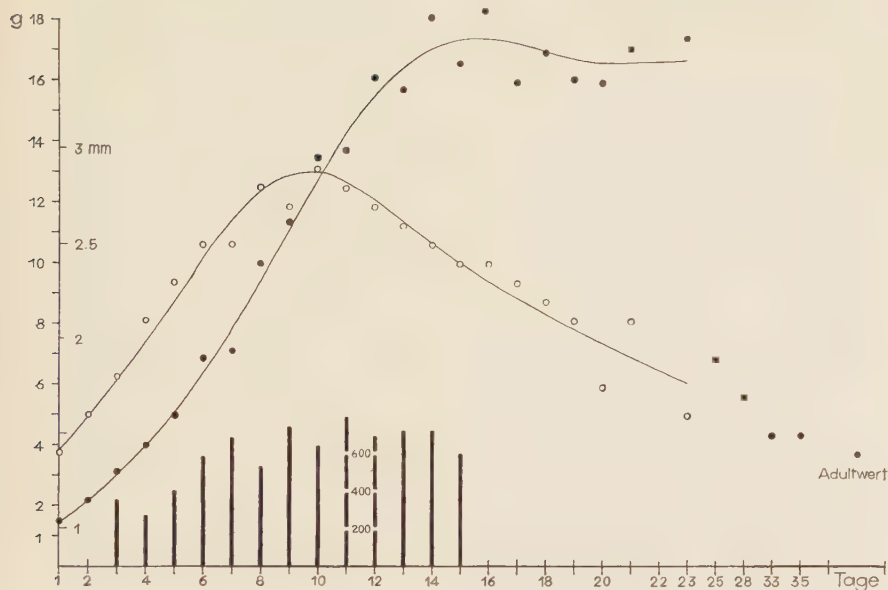


FIG. 39.

Kohlmeise. Gleiche Darstellung wie Abb. 38. Die Masse nach dem 23. peTag (Ausfliegen) wurden an im Laboratorium gehaltenen Vögeln genommen. Fütterungsfrequenz bei einer Brut von 9 Nestlingen nach Bussmann (1940).

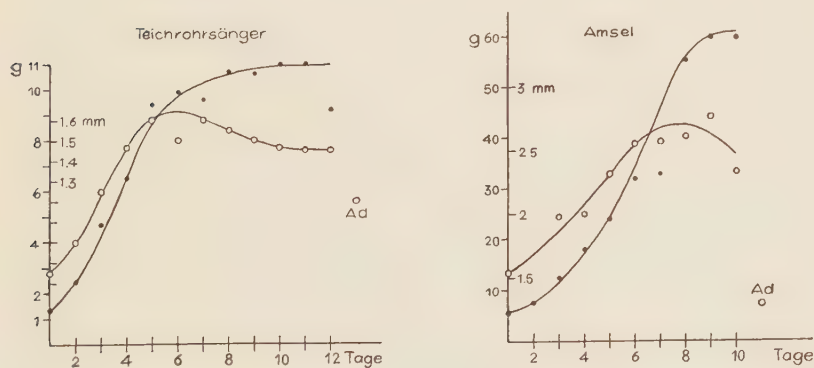


FIG. 40.

Teichrohrsänger (links), Amsel (rechts). Entsprechende Darstellung wie Abb. 38. Ad. = Breite der definitiven Mundwinkelfalte.

am Wiedehopf (*Coraciae*) decken sich mit meinen Resultaten. Die Knötchen der Spechte zeigen in ihrem zeitlichen Auftreten mit dem Schnabelwulst der Sperlingsvögel übereinstimmende Verhältnisse (vgl. die oben zitierten Arbeiten von BUSSMANN und SUTTER).

Die Gewichtsentwicklung der Sperlingsvögel ist auf eine sehr kurze Zeit zusammengedrängt. Mit einer besonders zu Beginn ausserordentlich hohen Wachstumsintensität wird in der Präjuvenilzeit das endgültige Körpergewicht aufgebaut. Dieses stürmische Wachstum wird einerseits durch eine ausgiebige Ernährung von seiten der Eltern, anderseits durch ein äusserst leistungsfähiges Darmsystem auf früher Stufe ermöglicht. Die Ausbildung der Stoffwechselorgane Darm, Leber und Niere wird während der eZeit und besonders während den ersten peTagen stark gefördert. Ihr Anteil am Gesamtgewicht wird auf Kosten des übrigen Körpers, vor allem des Gehirns, der Sinnes- und Bewegungsorgane und des Gefieders stark gesteigert und erreicht beim Star um den 6. peTag das Maximum. Das absolute Gewicht des Darmes und der Leber übertrifft dabei sogar schon den Adultwert. Während dieser Zeit ist die Wachstumsintensität am höchsten, nachher nimmt sie rasch ab, und neben die Substanzvermehrung treten in zunehmendem Masse Differenzierungsvorgänge. Die in ihrer Ausbildung zurückgebliebenen Organe des Orientierungs- und Bewegungsapparates und das Gefieder werden nun entwickelt. Das absolute Gewicht von Darm, Leber und Niere steigt nur noch wenig an (absolutes Maximum des Darm-Frischgewichts 9./11. peTag), bleibt längere Zeit konstant und nimmt bei Darm und Leber, die ein beträchtliches Übergewicht aufweisen, gegen Ende der peZeit wieder ab. Diese Dissoziation der Wachstumsprozesse, die frühzeitige Begünstigung des vegetativen auf Kosten des animalen Systems, führt zu einer Disharmonie des Nestlings, die nur im Schutze der elterlichen Brutpflege denkbar ist (PORTMANN 1938, 1950; SUTTER 1943).

Entsprechend seiner körperlichen Konstitution sind Sperren, Kotentleeren und Schlafen die einzigen Tätigkeiten des Nestlings in den ersten Lebenstagen. Infolge der noch ungereiften Sinnesorganisation ist das Sperren durch das Fehlen jeder nach dem Altvogel gerichteten Orientierungsreaktion gekennzeichnet. Der Jungvogel sperrt senkrecht in die Höhe, und das Ausführen der Orientierungsbewegungen ist ganz auf den Altvogel übertragen. Auch

sind es ganz unspezifische Reize, die das Sperren auslösen. Alles, was den Nestling weckt, wird damit beantwortet. Diese Phase des einfachen, blinden Verhaltens, die sich mit der Periode des intensivsten Stoffwechsels deckt, dauert bis zum 9./10. peTag. Um diese Zeit zeichnet sich eine auffällige Wandlung im Verhalten des Nestlings ab, das fortan durch vermehrtes Aktivwerden und durch orientierte Handlungen charakterisiert ist. Die nun funktions-tüchtigen Sinnesorgane — das Öffnen der Augen begann am 5./6. peTag sehr allmählich und ist nun vollzogen — und das Heranreifen koordinierter Bewegungen gestatten ihm, die Beziehungen zur Umwelt aufzunehmen. Optische Reize werden die wirksamsten Sperr-Auslöser. Der Jungvogel steht jetzt zum Sperren auf und ist imstande, seinen Hals dem ankommenden Altvogel entgegen-zustrecken. Die piependen Bettellaute wandeln sich in ein lautes Schnarren. Die spriessenden Federkiele beginnen sich zu entfalten, Putz- und Streckbewegungen treten auf und die Gliedmassen nähern sich den Adultproportionen. Bald sind die Bewegungen vollkommen koordiniert und gleichen denen der Altvögel. Das Betteln wird jetzt zunehmend heftiger und ist stets von Flattern begleitet. Vom 14. Tage an klettern die Jungstare zum Flugloch der Nisthöhle und nehmen dort den Eltern das Futter ab. Sie vermögen jetzt auch, den Bewegungen der Altvögel zu folgen und nach dem Futter zu schnappen. Mit 17 Tagen sind sie flugbar und verlassen am 19. bis 21. Tag das Nest. Gleichzeitig setzt das erste Picken ein. In der nun folgenden, etwa eine Woche dauernden Führungszeit wird die transitorische Nahrungsaufnahme, das Sperren, nach und nach durch das adulte Picken verdrängt. Mit vier Wochen ist der Jungstar selbständig und geht in der für die Altvögel typischen Weise seiner Nahrung nach.

Während der ganzen Abhängigkeitsperiode tragen die Eltern unermüdlich Futter zu. Die Fütterungsfrequenz steigt mit dem Alter des Nestlings stetig an bis zum 10. Tag, an welchem ein „Plateau“ erreicht wird. 2 bis 3 Tage vor dem Ausfliegen fällt sie wieder etwas ab. Nach KLUIJVER (1933) nimmt gleichzeitig mit der Frequenz auch die Zahl und die Grösse der auf einmal gebrachten Futtertiere zu. Das Gewicht der einzelnen Fütterungen steigt nach seinen Angaben bis am 10. Tag regelmässig an und bleibt nachher ungefähr auf derselben Höhe. Die Jungen erhalten in der ersten Zeit pro Tag ungefähr die Hälfte ihres Gewichts an Nahrung,

nachher etwa 6/7. In der Woche nach dem Ausfliegen geht der Anteil der elterlichen Fütterungen zurück und weicht dem unabhängigen Nahrungserwerb des Jungvogels.

Es lassen sich in Zusammenfassung des Gesagten in ihrem Verlauf drei etwa 10 Tage dauernde Stadien unterscheiden, die durch markante Wendepunkte getrennt sind. Das erste Stadium währt vom Schlüpfen bis etwa zum 10. peTag und ist die Zeit des steilen Gewichtsanstiegs. Die ganze Aktivität des Nestlings bezieht sich auf die Ernährung, und die alleinige Vorherrschaft von Wachstum und Verdauung gibt ihr das besondere Gepräge. Am Ende dieses Abschnitts ist die durch die Eltern herbeigeschaffte Nahrungsmenge relativ am grössten. Das zweite Stadium vom 10. Tage bis zum Ausfliegen trägt den Stempel des zunehmend aktiven und schliesslich ungestümen, auf den Kopf des Altvogels gezielten Bettelns des immer kräftiger und dem Altvogel ähnlicher werdenden Jungstars. Mit dem dritten Stadium, das beim Ausfliegen beginnt, tritt das Picken auf, und der anfänglich noch lebhaftes Sperrtrieb erlischt mit den Tagen. In diesem Stadium vollzieht sich der Übergang zur Lebensweise des Erwachsenen.

Das Werden und Vergehen des Schnabelwulsts ist mit diesem Geschehen eng verknüpft. Am 1. peTag besitzt er bereits seine charakteristischen Form- und Färbungsmerkmale und eine im Verhältnis zur Körpergrösse ansehnliche Ausdehnung. Seine dem Wachstum des Nestlings vorauseilende und dem frühen Darmwachstum parallele Entfaltung bis zum Höhepunkt fällt in das erste Stadium. Er formt den Mund, die Pforte des vergrösserten und gewaltig arbeitenden Darms zu einem mächtigen, nahrungsempfangenden Trichter, der sich dank seinen Färbungseigenschaften: gelbes Zentrum mit hellem Rand, beim Sperren wie eine Zielscheibe darbietet. Die Hauptfunktion dieses durch Schnabelwulst und Rachenfarbe ausgezeichneten „Sperr-Rachens“, die weiter unten noch näher erörtert werden soll, besteht darin, Auslöser der Fütterungshandlungen der Eltern zu sein, d.h. als wirksames Farbsignal Reize auszusenden, die die Fütterungsbewegungen der Eltern auslösen und orientieren. Es ist verständlich, dass das Wachstum des den Rachen wesentlich verbreiternden Schnabelwulsts im Stadium der gesteigerten Ernährungsfunktionen stark vorgetrieben wird: das die Fütterung auslösende Signal wird früh möglichst gross gestaltet. Ausserdem gestatten die wie die Seiten eines ledernen

Geldbeutels sich aufschlagenden Lappen eine saubere Nahrungsübergabe, zumal der noch schwache Nestling mit dem Kopfe wackelt und dem Altvogel nicht entgegenkommt.

Diese Verhältnisse ändern sich im zweiten Stadium mit dem Heranreifen zielstrebigere und kräftigere Bettelbewegungen. An die Seite des Sperr-Rachens treten Flatterbewegungen beider Flügel und lautes Rufen, die ebenfalls Auslöserfunktion besitzen. Der Schnabelwulst kann darum allmählich entbehrt werden. Gegen das Ende des zweiten Stadiums wird der Rachen, dessen Zielscheibencharakter dadurch gewahrt bleibt, dass sein Gelb jetzt mit der dunklen Gefiederfarbe kontrastiert, überdies gar nicht mehr so extrem aufgesperrt wie am Anfang der Nestlingszeit, und das Sperren wird häufig durch aktives Zuschnappen unterbrochen.

Im dritten Stadium geht der Schwund der letzten Reste des Schnabelwulsts mit dem Verblassen der Rachenfarbe und dem Einschlafen des Sperrtriebs einher.

Zahlenmäßig nicht belegte Beobachtungen an stark untergewichtigen Nestlingen sprechen ebenfalls für eine enge Beziehung zwischen Ernährung, Schnabelwulst und Sperr-Reaktion. Bei solchen Nestlingen wird die Rückbildung des Schnabelwulsts verzögert und es tritt eine starke Reizschwellenerniedrigung der Sperr-Reaktion ein. Von schon befiederten Jungvögeln werden dann wie im frühen Nestlingsleben alle nicht zu derben Reize mit Sperren beantwortet. Ähnliche Beobachtungen machten auch GIBB 1950, LÖHRL 1950, PRECHTL 1953 und SUTTER 1941.

Der Gestaltwechsel des Schnabelwulsts zur Mundwinkelfalte geht mit einem Funktionswechsel einher. Die Umwandlung mit zeitlich genau festgelegtem Beginn und Abschluss erinnert in ihrer Präzision an einen Metamorphosevorgang. Histologisch unterscheidet sich aber das Geschehen im Wulst von einem typischen Metamorphosevorgang dadurch, dass die Histolyse nicht zu einer totalen Einschmelzung des Gewebes führt, sondern auf die Interzellularsubstanz beschränkt bleibt. Phagozytose spielt dabei keine Rolle. Auch bei der Amphibienmetamorphose fehlt die Phagozytose dort, wo keine Gewebstrümmer, sondern nur flüssige Abbauprodukte entstehen (BREDT 1933). Im Hinblick auf eine gewisse Ähnlichkeit des am Schnabelwulst beobachteten Gestaltwechsels mit einer Metamorphose kann der Schnabelwulst als „Larvenorgan“ angesprochen werden.

2. Der Schnabelwulst wurde in Korrelation mit der Instinktverschränkung des Fütterns entwickelt.

Der Fütterungsakt der Sperlingsvögel ist ein typisches Beispiel einer Instinktverschränkung im Sinne von ALVERDES (1925) und LORENZ (1935). Eine Handlung des einen Tiers, das Anfliegen des futterbringenden Altvogels, setzt Reize, die beim andern Tier, dem Nestling, eine zweite Handlung, das Sperren, in Gang bringen, das seinerseits wiederum beim Altvogel eine Antwort, und zwar die Übergabe des Futters, bewirkt. Die Jungenpflege bei Nesthockern ist an solchen Instinktverschränkungen, die ganze Ketten bilden, ausserordentlich reich. Das Hudern, Kotwegtragen, Beschatten der Jungen sind weitere Beispiele, die leicht vermehrt werden können. Diese Instinktverschränkungen gewährleisten das Funktionieren der komplizierten Brutfürsorge, unter der allein der infolge seiner Wachstumsweise unharmonische Nestling gedeihen kann. Eine Harmonie wird auf der überindividuellen Stufe durch das Ineinandergreifen der Instinkte von Eltern und Jungen erreicht.

Der Schnabelwulst und die Rachenfarbe sind als körperliche Differenzierungen aufzufassen, die in Korrelation mit der Instinktverschränkung des Fütterns herangebildet wurden. Sie dienen dazu, die die Futterübergabe beim Altvogel auslösende Bettelbewegung des Nestlings auffälliger zu machen (vgl. BAERENDS 1950). Im gleichen funktionellen Zusammenhang wurden in verschiedenen Evolutionslinien auch bei den *Cuculi*, *Coraciae* und *Colii* entsprechende Bildungen entwickelt. Innerhalb der Ordnung der Sperlingsvögel hat der Schnabelwulst verschiedene Grade der Ausbildung erreicht. Die (1) oben genannten Rabenvögel, (2) der Star und wohl die Mehrzahl der Singvögel und (3) die mit Reflexionsperlen ausgestatteten Prachtfinken zeigen uns Stufen steigender Komplikation. Der Wiedehopf (*Coraciae*) stellt sich nach der Komplikation seines Schnabelwulsts an die Seite des Stars.

Der weisse Federkranz um die Afteröffnung der Meisen steht im Dienste der Instinktverschränkung des Kotwegtragens und bildet gewissermassen das Gegenstück zum Schnabelwulst.

3. Sind die Erscheinungen des Schnabelwulsts, der Rachenfarbe und des Sperrens auf die Präjuvenilzeit beschränkt?

Beim Star sind der Schnabelwulst und die Rachenfarbe, die sich in ihrem Auftreten gleich verhält, typische transitorische Jugendorgane. Ebenso ist das Sperren, die abhängige Nahrungsaufnahme, auf die Präjuvenilzeit beschränkt. Manche Beobachtungen lassen aber vermuten, dass das jugendliche Bettelverhalten nicht ganz erlischt, wenn der Vogel selbständig wird, sondern latent erhalten bleibt. Bei in Gefangenschaft gehaltenen jungen Singvögeln kann der Abbau des Sperrens lange Zeit hinausgeschoben werden, wenn man sie weiter füttert (HOLZAPFEL 1939, RAND 1942). LACK (1946) zitiert Beispiele von adulten Singvögeln, die nach einer Verletzung wieder in jugendliches Betteln verfielen und von Artgenossen gefüttert wurden. Viele Vögel führen in der Fortpflanzungszeit Balzhandlungen aus, bei welchen in der Regel das Männchen das Weibchen füttert. Solche Balzfütterungen sind zahlreichen Singvögeln eigen. Sie wurden beobachtet bei Raben, manchen Finken, Meisen, beim Kleiber, Baumläufer, Neuntöter, bei der Wasserramsel, bei einzelnen Vertretern der Familie der Drosseln sowie beim Teichrohrsänger, grauen Fliegenschnäpper und anderen. Die dabei von den Weibchen gezeigten Bettelbewegungen: Sperren, Flügelschlagen und Rufen sind denen eines flüggen Jungvogels zum Verwechseln ähnlich. Diese Tatsachen zeigen deutlich, dass die Erbkoordination des Sperrens die Jugendzeit latent überdauern und im Dienste eines andern Funktionskreises wieder aufgenommen werden kann.

Es stellt sich nun die Frage, ob die mit dem Sperren korrelierten Organe, der Schnabelwulst und die Rachenfarbe, bei einzelnen Arten die Jugendzeit ebenfalls überdauern und in die Adultzeit übernommen werden.

Einige Paradiesvögel (*Astrapimachus ellioti*, *Loborhamphus nobilis*, *Loboptiloris ptilorhis*, *Pseudastrapia lobata*; IREDALE 1950) haben im Adultzustand einen typischen Schnabelwulst. Er ist bei *Pseudastrapia* weisslich, bei den drei andern Arten gelb gefärbt. Ob dieser von der Jugendzeit her persistiert oder ob er zur Zeit der Geschlechtsreife neu entsteht, ist noch nicht bekannt. Er kann aber leicht unabhängig entstanden gedacht werden, besitzen doch viele

Vogelarten im Adultzustand bunte Schnabelwinkel- oder Zügel-lappen, denen sie in der Jugend nicht zukommen, zum Beispiel *Numida*-Arten, *Jacana* und manche *Charadriinae*. Ähnliche, zum Teil sehr umfangreiche Hautstrukturen im Schnabelwinkel, die wohl alle erst zur Zeit der Geschlechtsreife herangebildet werden, kommen auch bei vielen *Passeres* vor, z.B. bei *Procnias tricarunculata* (CRANDALL 1947), *Lobotos*, verschiedenen *Meliphagidae* (*Melidectes*, *Foulehaio*, *Meliphaga*), *Callaeidae*, *Paradigalla*, *Loria*, *Loboparadisea*. Man kann mit grosser Sicherheit annehmen, dass alle diese Gebilde bei einer ganz bestimmten auslösenden Handlung eine Rolle spielen.

Das gleiche gilt für die Rachenfarben. Rachenfarben sind in der ganzen Klasse der Vögel weitverbreitet und „es gibt keine Farbe, die nicht im Rachen eines Vogels verborgen läge“ (ARMSTRONG 1947). Wir finden sie einerseits bei Formen, denen sie in der Jugend fehlen. Andererseits aber bei solchen, die in der Jugend einen „Sperr-Rachen“ besitzen. Hier gilt aber die Regel, die SWYNNERTON (1916) bei der Untersuchung einer Reihe von Singvögeln und eines Mausvogels fand. Er schreibt: „The mouths of adult birds are, in very numerous instances, quite as brilliant and striking as those of nestlings — often more so — but in very few cases are they the same.“ Die ebenfalls sperrenden Nestlinge der *Bucerotidae* besitzen keinen bunten Sperrachen, während z.B. beim adulten Männchen von *Buceros rhinoceros* ein schwarzer Rachen beobachtet wurde. Wir müssen danach annehmen, dass Schnabelwulst und Rachenfarben bei Nestlingen und adulten Vögeln unabhängig entwickelt wurden. Auffällige Rachenfarben sind nicht nur bei Vögeln eine allgemeine Erscheinung, sondern kommen auch bei Reptilien und Fischen (z.B. *Cichliden*) vor. Sie müssen als Konvergenzerscheinungen aufgefasst werden. Sie erfüllen alle dieselbe Funktion, „dem Auge des Artgenossen ein optisch wirksames Signal recht auffallend und, um die Wirksamkeit des Reizes nicht durch sein ‚Einschleichen‘ zu vermindern, möglichst plötzlich darzubieten“ (LORENZ 1943). „And if we ask where a bird may most conveniently keep concealed a patch of colour available for startling exhibition the obvious answer is — in its mouth“ (ARMSTRONG 1947). Bei den *Steganopodes* geschieht die Futterübergabe vom Alt- zum Jungvogel so, dass der Jungvogel seinen Schnabel in den Rachen des Alten taucht, also gerade umgekehrt

als bei den Sperlingsvögeln. Vielleicht steht der den Altvögeln einiger Vertreter dieser Ordnung (Kormorane, Tölpel) eigene gefärbte „Sperrachen“ mit dieser Fütterungsweise im Zusammenhang. (Bei diesen Arten spielt allerdings die bunte Mundhöhle bei Balzhandlungen eine hervorragende Rolle. Die vermutliche „Sperrachenfunktion“ müsste erst experimentell geprüft werden. Für den roten Fleck an der Spitze des Unterschnabels der grossen *Larus*-Arten wurde am Beispiel der Silbermöve durch TINBERGEN und PERDECK (1950) einwandfrei nachgewiesen, dass er ein die Bettelreaktion des Jungen auslösendes Farbmerkmal ist.)

4. *Der Schnabelwulst als visuelles Organ.*

Bei äusserlicher Betrachtung bietet sich der Schnabelwulst des Stars dem Auge als ein Organ von leuchtender Farbe und hohem Glanz. Die histologische Prüfung zeigt, dass die ganze Struktur auf den visuellen Effekt hin ausgerichtet ist. Das Epithel ist durch ein Carotinoid gelb gefärbt. Die bindegewebige Grundlage ist ein an kollagenen Fasern reicher, dicht gewobener Faserfilz, der das Licht reflektiert und die hohe Leuchtkraft der oberflächlichen Farbschicht hervorruft. In den Fibroblasten eingeschlossene Fetttröpfchen verstärken möglicherweise diese Reflektorwirkung. Nervöse Elemente haben einen geringen Anteil am Aufbau des Schnabelwulsts. Die überall in der Vogelhaut vorkommenden Lamellenkörperchen sind hier nur sehr spärlich vertreten. (Es kann auch bei der Beobachtung lebender Nestlinge keine Tastempfindlichkeit des Schnabelwulsts festgestellt werden, die diejenige der übrigen Körperhaut übertrifft.)

Der Schnabelwulst muss als ein visuelles Organ bezeichnet werden. Seine Bedeutung lässt sich indessen nicht erörtern, wenn man ihn allein betrachtet. Schnabelwulst und Rachenfarbe ergänzen sich zu einer funktionellen Einheit, dem „Sperrachen“. Der Sperrachen wird nach der heute geltenden und auch in dieser Arbeit übernommenen Auffassung (die meines Wissens allerdings noch nie experimentell geprüft wurde) als visueller Auslöser angesehen, der die Fütterungsbewegung der Eltern auslöst und steuert. Zugunsten dieser Ansicht lassen sich manche Indizien anführen.

1. Der Sperrachen ist ein „Phänomen visueller Anpassung“ (SÜFFERT 1932). Nach Süffert fällt „jede Einrichtung an einem

Organismus, deren Funktion in einer visuellen Wirkung besteht, d.h. in der Wirkung auf einen andern Organismus auf dem Wege über dessen Gesichtssinn“ unter diesen von ihm geprägten Begriff. Ferner ist nach SÜFFERT in sehr vielen Fällen die „visuell wirksame körperliche Ausgestaltung“ mit einer bestimmten Verhaltensweise verbunden, die erst die Bedingungen für die visuelle Wirkung schafft. Der Sperrachen besitzt diese Eigenschaften. Er wird bei der Bettelbewegung des Nestlings, dem Sperren, dem Altvogel in optimaler Orientierung gezeigt, und es tragen nur die dabei schaubaren Teile die auffällige Färbung.

2. Ausserdem besitzt der Sperrachen Eigenschaften, die für Auslöser bezeichnend sind. (a) Seine visuelle Wirkung ist auf einen Artgenossen gerichtet, und (b) seine Form und Farbe ist einfach und zugleich in hohem Masse unverwechselbar (regelmässige, $\pm$ symmetrische Form, reine Spektralfarbe). Oft sind die Rachenfarben solche, für die das Vogelauge besonders empfindlich ist (Rot-Töne, VON BUDDENBROCK 1952; vgl. Vogelblumen, Früchte). Der Schnabelwulst umrahmt den Rachen meist in kontrastierender (hellerer) Färbung (Zielscheibenkonfiguration). Manche Nestlinge von Brutparasiten ahmen in ihren Sperrachen den Schlüssel des Wirts nach (z.B. *Viduinae* bei *Estrildinae*, NEUNZIG 1929). (c) Die Sperrbewegung, mit welcher das auslösende Farbmerkmal dem Auge des Altvogels gezeigt wird, ist als in diesem Zusammenhang formalisierte Bettelbewegung aufzufassen. Die unmittelbare Beziehung zum erstrebten Futter ist gelöst. Mit grosser Plötzlichkeit und mit extrem gestrecktem Hals und geöffnetem Schnabel wird der bunte Sperrachen dargeboten. Bei manchen Arten wird durch rhythmisch schwingende (Buchfink), vibrierende (*Ploceinae*) oder drehende (Pirol) Kopfbewegungen diese Verhaltensweise noch auffälliger gemacht. Die plötzliche Entfaltung überraschender Farben ist ein Hauptzug visueller Auslöser.

Die Mehrzahl der sperrenden Jungvögel verschiedener Ordnungen (*Cuculidae*, *Upupinae*, *Colii*) zeigen dieselbe Gestaltung der Mundteile wie die *Passeres*. In dem mit Reflexionsperlen ausgerüsteten Sperrachen der Prachtfinken ist die höchste Steigerung des visuellen Prinzips verwirklicht.

Aufschlussreich ist der Vergleich mit den Spechten (SUTTER 1941). Bei den Spechten geschieht die Kommunikation zwischen Alt- und Jungvogel beim Fütterungsvorgang nicht auf visueller,

sondern auf taktiler Grundlage. Der Schnabelwulst der Spechte ist ein Tastorgan, dessen Berührung einen Schnappreflex auslöst. Dementsprechend fehlen bei den Nestlingen dieser Ordnung die Mundregion hervorhebende Farben völlig. Innerhalb der Ordnung der *Coraciae* finden wir beide Typen der Fütterungstechnik. Der Wiedehopf folgt dem Prinzip der Sperlingsvögel, die Blauracke und der Eisvogel dem Spechtprinzip.

ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wird versucht, zur Kenntnis der Morphologie und Histologie des Schnabelwulsts des Stars beizutragen.

Der Schnabelwulst ist ein dem Nestling eigenes, auffällig gefärbtes Hautgebilde, das auf der Grundlage der Ober- und Unterschnabel verbindenden Mundwinkelfalte entsteht.

Er ist in seinem Auftreten streng auf die Präjuvenilzeit beschränkt und daher als typisches, transitorisches Jugendorgan anzusprechen.

Die ganze Struktur steht im Dienste der visuellen Gestaltung. Der Schnabelwulst wird daher in dieser Arbeit als visuelles Organ aufgefasst.

Er ist ein integrierender Bestandteil des bunten Sperrachens, der als visueller Auslöser der Fütterungsbewegung des Altvogels angesehen werden muss.

LITERATUR

- ALVERDES, F. 1925. *Tiersoziologie*. Leipzig.
ARMSTRONG, E. A. 1947. *Bird display and behaviour*. London.
BAERENDS, G. P. 1950. *Specializations in organs and movements with a releasing function*. Symposia Soc. Exper. Biol. 4, 337-360.
BALDWIN, S. P. 1932. und KENDEIGH, S. C. *Physiology of the temperature of birds*. Sci. Publ. Cleveland Mus. Nat. Hist. 3.
BALLOWITZ, E. 1931. *Die Pigmentzellen, Chromatophoren und ihre Vereinigung (chromatische Organe) in der Haut der Fische, Amphibien und Reptilien im Hinblick auf Färbung und Farbenwechsel der Haut*. Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, 505-520. Berlin, Wien.

- BENT, A. C. 1939-1950. *Life histories of North American birds (Pici-formes-Passeriformes)*. U. S. Nat. Mus. Bull. 174, 176, 179, 191, 195, 196, 197. Washington.
- BOTEZAT, E. 1906. *Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel und die einheitliche Endigungsweise der peripheren Nerven bei den Wirbeltieren*. Z. wiss. Zoologie, 84, 205-360.
- BREDT, H. 1933. *Histologische Untersuchungen zur Wirkung des Thyroxins im Kaulquappenversuch*. Wilhelm Roux'Arch. Entwickl.-Mech. Organismen, 129, 573-600.
- V. BUDDENBROCK, W. 1952. *Vergleichende Physiologie, I. Sinnesphysiologie*, 3. Aufl. Basel.
- BUSSMANN, J. 1940. *Besiedlung eines neuen Gebiets*. Ornith. Beob. 37, 69-74.
- 1940. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Gartenrötels (Phoenicurus phoenicurus L.)*. Ornith. Beob. 37, 51-59.
- 1943. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Kleibers ((Sitta europaea L.)* Ornith. Beob. 40, 57-67.
- 1944. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie des Grauspechts (Picus canus Gm.)*. Schweiz. Arch. f. Ornith. 2, 105-123.
- 1946. *Beitrag zur Kenntnis der Brutbiologie und des Wachstums des Grossen Buntspechts, Dryobates major (L.)*. Ornith. Beob. 43, 137-156.
- 1950. *Zur Brutbiologie des Wiedehopfs (Upupa epops L.)*. Ornith. Beob. 47, 141-151.
- CHAMPY, C. und KRITCH, N. 1926. *Etude histologique de la crête des Gallinacés*. Arch. Morph. gén. et expér. 25, 1-32.
- CHUN, C. 1904. *Über die sogenannten Leuchtorgane australischer Prachtfinken*. Zool. Anz. 27, 61-64.
- GRANDALL, L. S. 1947. *Notes on the display of the Three-wattled Bellbird (Procnias tricarunculata)*. Zoologica New York 32, 113-114.
- FREUND, L. 1926. *Besondere Bildungen im mikroskopischen Aufbau der Vogelhaut*. Verh. dtsch. Zool. Ges. 1926, 153-158.
- GIBB, J. 1950. *The breeding biology of the Great and Blue Titmice*. Ibis, 92, 507-539.
- GRESCHIK, E. 1915. *Zur Histologie der Vogelhaut. Die Haut des Kernbeissers und Haussperlings*. Aquila, 22, 89-110.
- HEIDECKE, E. 1897. *Über den Schnabelwulst des jugendlichen Sperlings*. Diss. Leipzig.
- HEINROTH, O. und M. 1924-1931. *Die Vögel Mitteleuropas*. Berlin.
- HOLZAPFEL, M. 1939. *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars*. Journ. f. Ornith. 87, 525-553.
- IREDALE, T. 1950. *Birds of Paradise and Bower Birds*. Melbourne.
- KLUIJVER, H. N. 1933. *Bijdrage tot de Biologie en de Ecologie van den Spreeuw v. vulgaris L.) gedurende zijn Voortplantingstijd*. Versl. en Med. Plantenziektenk. Dients. Wageningen, 69, 1-146.

- KOENIG, O. 1951. *Das Aktionssystem der Bartmeise (Panurus biarmicus L.)*. I. Teil. Oest. Zool. Z. 3, 1-82.
- KRAUSE, W. 1906. *Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane*. Handb. vgl. exper. Entwickl. Lehre Wirbelt. (Hertwig), 2 (I), 253-348. Jena.
- KROGIS, A. 1931. *On the topography of Herbst's and Grandry's corpuscles in the adult and embryonic duck-bill*. Acta Zoologica, 12, 241-263.
- LACK, D. 1946. *The life of the Robin*. London.
- LANGE, B. 1931. *Integument der Sauropsiden*. Handb. vgl. Anat. Wirbelt. (Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch), 1, 375-448. Berlin, Wien.
- LÖHRL, H. 1950. *Zum Verhalten einiger Singvögel vor und nach dem Flüggewerden*. Vogelwarte, 15, 213-219.
- LORENZ, K. 1935. *Der Kumpan in der Umwelt des Vogels*. Journ. f. Ornith. 83, 137-213, 289-413.
- 1943. *Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung*. Z. Tierpsychol. 5, 235-409.
- MACA, F. 1926. *Über den histologischen Bau besonderer Hautgebilde an Köpfen von verschiedenen Vögeln*. Prag. Arch. Tiermed. vgl. Pathologie, 6 (A), 171-186.
- MAYR, E. und AMADON, D. 1951. *A classification of recent birds*. Amer. Mus. Novitates, 1496. New York.
- MERKEL, F. 1880. *Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere*. Rostock.
- NEUNZIG, R. 1929. *Beiträge zur Kenntnis der Ploceiden*. I. *Rachenzeichnungen und Reflexionspapillen der Nestjungen der Spermetinen, ihre systematische Bedeutung und ihr biologischer Wert bei dem Fütterungsvorgang*. Beitr. Fortpfl.-Biol. Vögel, 5, 7-17.
- 1929. *Zum Brutparasitismus der Viduinen*. Journ. f. Ornith., 77, 1-21.
- NICE, M. M. 1943. *Studies in the life history of the Song Sparrow*. II. *The behavior of the Song Sparrow and other Passerines*. Trans. Linn. Soc. New York, 6.
- PORTMANN, A. 1938. *Beiträge zur Kenntnis der post-embryonalen Entwicklung der Vögel*. I. *Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel*. Rev. Suisse Zool. 45, 273-348.
- 1950. *Le développement postembryonnaire*. Traité de Zool. (Grasset), 15, 521-535. Paris.
- 1950. *Les organes des sens*. Traité de Zool. (Grasset), 15, 204-220. Paris.
- PRECHTL, H. 1953. *Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen*. I. *Quantitative Untersuchungen über die Sperrbewegung junger Singvögel*. Behaviour, 5, 32-50.

- RAND, A. L. 1942. *Some notes on bird behaviour*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 69, 517-524.
- SARASIN, F. 1913. *Die Vögel Neu-Caledoniens und der Loyalty-Inseln*. Nova Caledonia (A. Zoologie), 1, 44-47. Wiesbaden.
- SCHARTAU, O. 1938. *Die periphere Innervation der Vogelhaut*. Zoologica Stuttgart, 35, 1-17.
- SCHIFFERLI, A. und LANG, E. M. 1940. *Beitrag zur Naturgeschichte der Alpenkrähe, Pyrrhocorax p. erythrorhamphus* (Vieillot). Journ. f. Ornith. 88, 550-575.
- SCHILDMACHER, H. 1931. *Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen*. Journ. f. Ornith., 79, 374-415.
- SCHMIDT, W. J. 1918. *Über die gelbe Färbung der Mundhöhle junger Vögel*. Verh. naturwiss. Ver. preuss. Rheinlande u. Westfalens, 75, 169-188.
- SCHNEIDER, A. 1931. *Über den Kopfanhang des Truthuhns (Meleagris gallopavo L.)*. Journ. f. Ornith. 79, 236-255.
- SCHNEIDER, G. 1944. *Rhinoplax vigil* (Forst.) und sein Nestling. Verh. Naturforsch. Ges. Basel, 56, 1-36.
- SÉGUY, E. 1936. *Code universel des couleurs*. Paris.
- STÖHR, jr., P. 1951. *Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen*. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- STRESEMANN, E. 1927-1934. *Aves. Handbuch der Zoologie* (Kükenthal), 7 (II). Berlin, Leipzig.
- STUDNICKA, F. K. 1952. *Die Entwicklung der Bindegewebsfibrillen (Desmofibrillen)*. Zugleich ein Kapitel aus der Geschichte der Histologie. Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch. 34, 402-498.
- SÜFFERT, F. 1932. *Phänomene visueller Anpassung*. I. bis III. Mitteilung. Z. Morph. Oekologie Tiere, 26, 147-316.
- SUTTER, E. 1941. *Beitrag zur Kenntnis der post-embryonalen Entwicklung des Wendehalses (Jynx torquilla L.)*. Schweiz. Arch. f. Ornith. 1, 481-508.
- 1943. *Über das embryonale und post-embryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln*. Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges. 75, 1-110.
- SWYNNERTON, C. F. M. 1916. *On the coloration of the mouths and eggs of birds*. I. *The mouths of birds*. Ibis (10), 4, 264-294.
- TINBERGEN, N. und PERDECK, A. C. 1950. *On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched Herring Gull chick (Larus a. argentatus Pont.)*. Behaviour, 3, 1-38.
- VÖLKER, O. 1944. *Die stofflichen Grundlagen der Pigmentierung der Vögel*. Biol. Zentr.-Bl. 64, 184-235.
- WEBER, R. 1950. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten*. Rev. Suisse Zool., 57, 16-108.
- WITHERBY, H. F. et al. 1938. *The handbook of British birds 1 und 2*. London.

